

## Sur la biologie de quelques Ostracodes Candoninae épigés et hypogés d'Europe

par Dan L. DANIELOPOL \*

**Résumé.** — Des observations sur la biologie de dix Candoninae, cinq espèces épigées (dont trois vivant aussi dans les eaux souterraines) et cinq espèces hypogées (ou troglobies), ont été faites dans la grotte-laboratoire du CNRS, à Moulis, pendant neuf mois. Parmi ces dernières, *Mixtacandona* sp. est une espèce appartenant à un groupe à représentants exclusivement hypogés.

Les particularités morphologiques de la mue du dernier stade juvénile, ainsi que de l'œuf (taille et forme) et les particularités morphologiques et biologiques des Ostracodes pendant les phases de puberté, maturité sexuelle et sénescence, chez l'adulte, sont décrites.

Les trois Candoninae « troglaphiles » possèdent des œufs plus grands que ceux des espèces épigées ; par contre la durée du développement embryonnaire et postembryonnaire ainsi que l'activité ovogénétique sont semblables à celles des espèces épigées. Les espèces hypogées ont des œufs plus grands, un cycle du développement plus long et une activité ovogénétique plus faible que ceux des Candoninae épigées. *Mixtacandona* sp. possède l'œuf le plus grand et la durée du développement la plus longue parmi les Candoninae étudiées.

Le comportement sexuel du mâle pendant l'accouplement chez les espèces hypogées ne diffère pas de celui des espèces épigées.

**Abstract.** — *On the biology of some epigeal and hypogean Candoninae ostracods of Europe.* — Ten Candoninae, five epigeal and five hypogean species, have been investigated in the cave "Laboratoire souterrain du CNRS", Moulis. Three epigeal species came from subterranean habitats. *Mixtacandona* sp. is the only species belonging to an ostracod group exclusively distributed in the subterranean realm.

The morphology of the egg (size and shape) and the details of the molting process of the last instar as well as the morphological and biological peculiarities of the ostracods during the pre-sexual and post-sexual periods of the adult are described.

The three "troglaphile" species and the two surface species have short developmental spans and high ovogenetic activity. Only the egg sizes are larger in the "troglaphile" than in the surface species. The hypogean or troglabite species have larger eggs, longer development spans and lower ovogenetic activities than the epigeal species. *Mixtacandona* sp. has the largest egg size and the longest developmental span. The sexual behaviour of the hypogean species during the copulation is similar to those of the epigeal species.

---

### I. INTRODUCTION

Parmi les groupes d'Ostracodes des eaux douces en Europe, la sous-famille des Candoninae possède le plus grand nombre d'espèces hypogées. Trente-six espèces appartenant aux genres *Pseudocandona* Kaufm., *Candonopsis* Vavra, *Cryptocandona* Kaufm., *Mixta-*

\* *Limnologisches Institut, Österreichische Akademie der Wissenschaften, Berggasse 18, A-1090 Wien.*

*candona* Klie et *Phreatocandona* Dan. vivent dans des habitats interstitiels et cavernicoles. Leur morphologie et leur répartition écologique ont été étudiées par DANIELOPOL (1971, 1973, 1977 a, 1978).

Dans cette note je vais décrire les traits biologiques de cinq espèces épigées et de cinq espèces hypogées de Candoninae, afin de mettre en évidence leurs particularités. Les observations présentées ici portent sur : la forme et la taille des œufs et des ovocytes ; la durée du développement embryonnaire et postembryonnaire ; la mue du dernier stade juvénile, les phases de l'adulte, c'est-à-dire la puberté, la maturité sexuelle et la sénescence.

Certaines particularités biologiques de l'adulte ont été étudiées plus spécialement : le développement de l'organe de Zenker, le développement des pièces internes de l'hémipénis, l'apparition des ovocytes dans l'oviducte, la position des appendices copulateurs du mâle pendant l'accouplement, la durée et le nombre d'accouplements, la première ponte, le rythme de ponte, le nombre d'œufs déposés par ponte et l'évolution des ovocytes dans les oviductes pendant la période de ponte.

Ces observations ont été faites entre mai 1972 et mars 1973 au Laboratoire souterrain du CNRS, à Moulis. Aucune étude de ce genre n'avait été faite jusqu'à cette date sur les Ostracodes hypogés.

La biologie des Ostracodes est, en général, peu connue par rapport à celle d'autres groupes de Crustacés Entomostracés, tels les Copépodes et les Cladocères (HARTMANN, 1975 ; LÖFFLER & DANIELOPOL, 1977). Ainsi, les données que je présente ici intéresseront non seulement les biospéologues mais aussi les ostracodologistes.

## II. MATÉRIEL ET MÉTHODE D'ÉTUDE

### 1. Espèces étudiées

Le tableau I présente les espèces étudiées au Laboratoire souterrain de Moulis, l'habitat où elles ont été trouvées, la catégorie écologique (E, espèce épigée ; E-Tph, espèce épigée troglophile ; Hy, espèce hypogée, ou troglobie), la localité et la situation géographique. Les Ostracodes ont été pêchés en Roumanie (R) et en France (F). Ils ont été maintenus en élevage dans la grotte-laboratoire, à Moulis, dans les conditions suivantes : obscurité, température moyenne de 11,5°C (ROUCH, 1968) et humidité à saturation. Les observations ont été faites pendant neuf mois, et dans la mesure du possible journalièrement, en utilisant un stéréo-microscope et une lampe électrique de faible intensité.

Pour des comparaisons morphologiques j'ai encore utilisé les espèces épigées suivantes : *Candonopsis kingsleii* (Br. & Rob.) du lac Caldarusani, près de Bucarest, *Pseudocandona* aff. *pratensis* d'une mare temporaire du Seewinkel, Burgenland, en Autriche, *Cypria* sp. d'une mare formée après la crue du ruisseau de Lachein au Baget, en Ariège, France, *Limnocythere sanctipatrici* (Br. & Rob.) du lac Lunz Mittersee, NÖ, en Autriche.

Une espèce épigée troglophile est généralement définie comme vivant et se reproduisant tout aussi bien dans des eaux de surface que dans des eaux souterraines (VANDEL, 1964 ; GINET & DECOU, 1977). Les Ostracodes épigés étudiés à Moulis et considérés dans ce travail comme « troglophiles » sont des formes oculées. Les espèces hypogées ou troglobies sont des espèces connues exclusivement des eaux souterraines. Les Ostracodes

TABLEAU I. — Espèces mises en élevage dans la grotte-laboratoire de Moulis et informations sur les lieux de provenance.

ESPÈCE <sup>1</sup>	Gr.	CATÉGORIE ÉCOLOGIQUE/ REPRODUCTION	HABITAT <sup>2</sup>	LOCALITÉ	RÉGION GÉOGRAPHIQUE
<i>Candona angulata</i> Müll.	I	E/a	littoral lac	Étang de Lers	Pyrénées (F)
<i>C. dancaui</i> Dan.	I	E-Tph/a	puits	Village Bogdan Voda	Maramures (R)
<i>Pseudocandona marchica</i> (Hartw.)	II	E/a	littoral lac	Étang de Lers	Pyrénées (F)
<i>Ps. pratensis</i> (Hartw.)	II	E-Tph/a	sédiment alluvial	Dourdou	Tarn-Dourdou (F)
<i>Ps. albicans</i> (Br.)	II	E-Tph/b	puits	Village Heresti	Ilfov (R)
<i>Ps. n. sp. aff. eremita</i>	II	Hy/b	puits	Village Hotarele	Ilfov (R)
<i>Ps. rouchi</i> Dan.	II	Hy/a	sédiment alluvial	Lachein, Moulis	Ariège (F)
<i>Ps. delamarei</i> Dan.	II	Hy/a	puits	5 km aval Commune de Sauve	Gard (F)
<i>Candonopsis boui</i> Dan.	II	Hy/a	puits	Gô-Albi	Tarn (F)
<i>Mixtacandona</i> sp. (aff. <i>chapuisi</i> , Klie)	III	Hy/a	puits	Village Bogdan Voda	Maramures (R)

E, espèce épigée ; Tph, troglophile ; Hy, espèce hypogée ; a, r. amphigonique ; b, r. parthénogénétique.

1. Les références bibliographiques relatives à chaque espèce sont indiquées ci-dessous : en italiques on signale des travaux contenant des données taxonomiques utilisées pour l'identification des espèces ainsi que des données écologiques ; les autres références indiquent des ouvrages où les espèces sont mentionnées comme vivant aussi en milieu interstitiel.

C.a. — Klie, 1938 b ; C.d. — Danielopol, 1978 ; Ps.m. — Klie, 1938 b, 1943 ; Ps.p. — Sywula, 1974, Klie, 1938 a, NOLL & STAMMER, 1953, HUSMANN, 1956, WEGELIN, 1966, RONNEBERGER, 1975 ; Ps.a. — Klie, 1938 b, 1938 a, NÜCHTERLEIN, 1969, DANIELOPOL, 1976, LÖFFLER & DANIELOPOL, 1978 ; Ps.n.sp.aff.e. — Danielopol, 1978 ; Ps.r. — Danielopol, 1978 ; Ps.d. — Danielopol, 1978 ; C.b. — Danielopol, 1978, 1979 ; M.sp.aff.ch. — Klie, 1943.

2. Dans ces habitats les Ostracodes cités forment des populations permanentes. Les espèces ont été retrouvées plusieurs fois de suite au cours d'une année (*C. angulata* et *Ps. pratensis*) ou durant plusieurs années (le reste des espèces). La température de l'eau des puits de Roumanie d'où les espèces proviennent varie entre 9-11°C. La température de l'eau du puits de Sauve où *Ps. delamarei* a été trouvée est en hiver proche de celle de l'eau de la grotte de Moulis, par contre elle est plus élevée en été (comm. pers. M<sup>me</sup> L. JUBERTHIE-JUPEAU). Toutes les espèces trouvées dans des puits vivent normalement dans des sédiments à porosité d'interstices.

hypogés ou troglobies étudiés à Moulis diffèrent des formes épigées par le fait que l'œil n'est pas visible<sup>1</sup>.

Les genres de Candoninae étudiés peuvent être classés en trois groupes :

— groupe I, à représentants exclusivement épigés ; ce groupe ne possède pas d'espèces hypogées ou troglobies (exemple, le genre *Candona*) ;

— groupe II, à représentants épigés et hypogés ; c'est le cas des genres *Pseudocandona* et *Candonopsis* ;

— groupe III, à représentants exclusivement hypogés ; le genre *Mixtacandona* possède, de nos jours, seulement des espèces troglobies (DANIELOPOL, 1978).

## 2. Élevages

Les Ostracodes ont été élevés par exemplaires isolés ou par couples dans des coupelles de type « verre de montre » de 80 mm de diamètre (méthode de ROUCH, 1968). L'évaporation de l'eau dans les coupelles est presque nulle dans la grotte de Moulis, par suite de la saturation de l'air.

J'ai essayé des substrats et des aliments divers : sable fin, argile, débris de bois pourri, prélevés dans des grottes ou dans les sous-écoulements des rivières, feuilles d'Orme ramollies, Cerophyl (foin desséché et comprimé, utilisé pour les animaux de laboratoire), afin de trouver une solution qui soit acceptable, d'une part pour les animaux, d'autre part pour l'observateur. J'ai trouvé que les petits débris de feuilles d'Orme ainsi que le Cerophyl mis sur le fond de la coupelle assurent un substrat très bon pour le déplacement des Ostracodes et un aliment apprécié. Par leurs couleurs foncées ces deux éléments permettent aussi le repérage facile des œufs et des animaux. Le sable fin, l'argile et les débris organiques fins ne permettent pas de retrouver aisément les animaux. Le bois pourri semble être trop dur pour être consommé par les Ostracodes.

Les coupelles ont été changées tous les cinq à dix jours, les animaux étant mis dans des coupelles avec de l'eau et du substrat nouveau par suite du développement de mycélium de champignons dans l'eau et sur le substrat. Ces mycéliums peuvent à longue échéance enrober les animaux les moins mobiles et les œufs, causant finalement leur mort.

La technique décrite ci-dessus a permis de faire des observations plus précises que celles d'ELOFSON (1941), KESLING (1951) et THEISEN (1966). Ces auteurs ont utilisé la technique des gros aquariums pour plusieurs animaux. Avec cette dernière méthode on ne peut plus suivre l'évolution individuelle des Ostracodes.

Étant donné que ce projet a été initialement conçu pour une durée de six mois et qu'on ne connaissait presque rien sur la biologie des espèces mentionnées ci-dessus, j'ai mis en élevage tout aussi bien des exemplaires adultes que des juvéniles. Pour le calcul

1. Je dois remarquer que chez les Ostracodes Candoninae on voit par transparence l'œil nauplien avec le cristallin réfringent, le tapetum n'est pas pigmenté comme chez la majorité des Ostracodes Podocopides. Chez les espèces épigées le cristallin est visible déjà dans l'œuf pendant la dernière période du développement embryonnaire. Chez toutes les espèces hypogées étudiées à Moulis, la présence de l'œil n'est pas décelable par transparence à travers la carapace. VEJDovski (1882 : 24) mentionne avoir mis en évidence la régression ontogénique de l'œil chez *Ps. eremita*. Je pense qu'il s'agit d'une erreur. Ce qu'il figure (pl. 7, fig. 5) comme œil est, d'après la position, une glande de la carapace. Sur une espèce proche de *Ps. eremita* Vejdovski, *Pseudocandona* n. sp. aff. *eremita*, dont j'ai suivi des individus pendant tout leur cycle vital, je n'ai jamais vu l'œil par transparence de la carapace, ni le cristallin.

de la durée du développement postembryonnaire, j'ai pris en considération les durées de tous les exemplaires que j'ai pu observer pendant au moins deux mues successives. Étant donné le grand nombre d'exemplaires que j'ai eus en élevage je n'ai pas toujours pu passer en revue journalièrement les élevages pour le développement postembryonnaire. Dans ces cas j'ai évalué approximativement la date des mues qui ont eu lieu en prenant la moyenne de la période la plus longue et de la période la plus courte, entre lesquelles la mue aurait pu survenir.

### 3. Observation de l'activité sexuelle

L'évolution du nombre des ovocytes dans l'oviducte ainsi que l'état de sclérisation de l'organe de Zenker chez les Candoninae ont pu être étudiés pour la première fois grâce à la transparence de la carapace des animaux vivants. Les exemplaires en accouplement ont été anesthésiés avec des solutions diluées d'alcool et transférés ensuite dans l'alcool (70 %) ou dans des fixateurs histologiques. Ceci a permis d'étudier plus tard au laboratoire la morphologie de l'hémipénis en érection et le rôle sensoriel des différentes pièces de l'organe copulateur du mâle avec le microscope photonique et le microscope électronique à balayage<sup>1</sup>. La technique de préparation a été présentée ailleurs (DANIELOPOL, 1978).

### 4. La mesure des œufs et des ovocytes

Pour apprécier la taille et la forme des œufs j'ai fixé à l'alcool 70 % des œufs pondus dans un intervalle de vingt-quatre heures. Les mesures de la taille des œufs, suivant deux axes perpendiculaires, ont été faites au microscope photonique avec un oculaire micromètre. Un test *t* de Student a été appliqué pour voir s'il y avait une différence significative entre les deux diamètres mesurés (test de sphéricité). Pour les espèces qui n'ont pas pondu dans les élevages, à Moulis, j'ai étudié la taille des ovocytes. J'ai disséqué des femelles ovigères fixées à l'alcool et j'ai séparé les ovocytes en mesurant celles ayant une forme presque sphérique. J'ai choisi les plus grands ovocytes situés dans la partie postérieure de l'oviducte.

## III. LA FORME ET LA TAILLE DES ŒUFS ET DES OVOCYTES

### 1. Introduction

Une étude de la forme et de la taille des œufs des Candoninae n'avait jamais été entreprise jusqu'à présent. De telles données existent par contre pour les Cypridinae et les Noto-dromadinae (WOHLGEMUTH, 1914; KESLING, 1951; TETART, 1970; GANNING, 1971).

### 2. La forme des œufs

Le tableau II et la figure 6 montrent que les espèces de Candoninae appartenant aux genres *Candona*, *Pseudocandona* et *Candonopsis* possèdent des œufs sphériques ; il n'y a pas

1. L'examen des appendices d'Ostracodes au microscope électronique à balayage a été réalisé au Laboratoire d'Écologie Générale du Muséum, à Brunoy, et au Laboratoire du Centre de Recherches de la SNPA, à Pau. Je remercie M<sup>lle</sup> A. MUNSCH et M. Fr. SAFFON pour leur aide technique.

de différence significative entre les deux diamètres perpendiculaires. Les deux œufs de *Mixtacandona* sp. (aff. *chappuisi*) que j'ai mesurés sont aussi sphériques (fig. 6A). Par contre les œufs de *Cypria* sp. (sous-famille des Cyclocypridinae) sont ovoïdes. La différence entre les deux diamètres est hautement significative. La surface des œufs chez toutes les espèces étudiées est lisse, sauf chez *Ps. marchica* (Hartw.) qui possède de petites papilles. La forme sphérique des œufs pourrait être une caractéristique de la sous-famille des Candoninae.

TABLEAU II. — Forme des œufs de quelques Candoninae et d'un Cyclocypridinae.

GENRE ET ESPÈCE	CATÉGORIE ÉCOLOGIQUE	$\bar{X}_1$	$\bar{X}_2$	N	t	DIFFÉRENCE
<b>Candona</b>						
<i>C. dancaui</i> Dan.	E-Tph	0,087	0,089	37	1,47	NS
<i>C. angulata</i> Müll.	E	0,096	0,096	103	0,56	NS
<b>Pseudocandona</b>						
<i>Ps. marchica</i> (G. W. M.)	E	0,086	0,086	41	0,05	NS
<i>Ps. pratensis</i> (Hartw.)	E-Tph	0,088	0,089	64	0,91	NS
<i>Ps. albicans</i> (Brady)	E-Tph	0,090	0,089	80	1,09	NS
<i>Ps. n. sp. aff. eremita</i>	Hy	0,107	0,105	75	1,26	NS
<i>Ps. delamarei</i> Dan.	Hy	0,118	0,117	21	0,63	NS
<b>Candonopsis</b>						
<i>C. boui</i> Dan.	Hy	0,095	0,092	25	1,79	NS
<b>Cypria</b>						
<i>Cypria</i> sp.	E	0,138	0,100	10	8,73	S***

$\bar{X}_1$ ,  $\bar{X}_2$ , moyennes arithmétiques des diamètres perpendiculaires de l'œuf ; N, nombre d'exemplaires étudiés ; t, valeur pour le test de Student ; S, différence significative ; NS, différence non significative ; E, espèce épigée ; Tph, troglophile ; Hy, espèce hypogée.

### 3. La taille des œufs

Le tableau III et la figure 7 montrent la taille moyenne des œufs de neuf Candoninae et d'une espèce de Cyclocypridinae. La taille moyenne des œufs est exprimée en valeur absolue ( $\bar{X}_0$ ) et par rapport à la taille de la carapace. Le rapport carapace-œuf (C-O) est intéressant parce qu'il permet de comparer des espèces de tailles différentes. On remarque que les espèces troglophiles ont un rapport C-O plus petit que celui des espèces épigées, ce qui veut dire que l'œuf des troglophiles est plus grand que celui des épigées. Les espèces hypogées ont un rapport C-O encore plus petit que celui des espèces troglophiles. *Mixta-*

*candona* sp. appartenant à un groupe sans représentants épigés (groupe III) possède l'œuf le plus grand par rapport à la taille de la carapace. Les espèces du groupe I (à représentants exclusivement épigés) possèdent des œufs de taille plus petite que ceux du groupe II (fig. 7). Enfin si l'on compare la taille des œufs de Candoninae avec celle de *Cypria* sp. (S-F des Cyclo-cypridinae), une espèce épigée du ruisseau de Lachein, on constate que cette dernière a un œuf géant.

TABLEAU III. — Taille des œufs de neuf Candoninae et d'un Cycloeypridinae, rapportée à la longueur de la carapace femelle.

GENRE ET ESPÈCE	CATÉGORIE ÉCOLOGIQUE	$\bar{X}_o$	$s_o$	$N_o$	$\bar{X}_c$	$s_c$	$N_c$	$\frac{\bar{X}_c}{\bar{X}_o}$
<b>Candona</b>								
<i>C. angulata</i> G. W. Müll.	E	0,096	0,006	106	1,292	0,015	22	13,46
<i>C. dancaui</i> Dan.	E-Tph	0,086	0,007	58	1,058	0,066	65	12,16
<b>Pseudocandona</b>								
<i>Ps. marchica</i> (G. W. Müll.)	E	0,086	0,006	41	0,972	0,004	10	11,30
<i>Ps. pratensis</i> (Hartw.)	E-Tph	0,088	0,004	64	0,908	0,005	37	10,32
<i>Ps. albicans</i> (Brady)	E-Tph	0,090	0,007	80	0,803	0,003	46	8,92
<i>Ps. n. sp. aff. eremita</i>	Hy	0,106	0,006	75	0,826	0,004	32	7,79
<i>Ps. delamarei</i> Dan.	Hy	0,119	0,007	23	0,975	0,004	25	8,19
<b>Mixtacandona</b>								
<i>Mixtacandona</i> sp.	Hy	0,112	0,000	2	0,618	0,002	29	5,52
<b>Candonopsis</b>								
<i>C. boui</i> Dan.	Hy	0,095	0,008	25	0,794	0,005	14	8,36
<b>Cypria</b>								
<i>Cypria</i> sp.	E	0,100	0,005	10	0,625	0,014	3	6,25

$\bar{X}_o$ ,  $s_o$ , moyenne arithmétique et écart-type de la taille de l'œuf ;  $N_o$ , nombre des œufs étudiés ;  $\bar{X}_c$ ,  $s_c$ , moyenne et écart-type de la longueur de la carapace ;  $N_c$ , nombre de carapaces étudiées.

#### 4. La taille des ovocytes

Dans la dernière phase de croissance les ovocytes atteignent une taille proche de celle des œufs (fig. 1, D, E). Comparer les ovocytes et les œufs de *Ps. albicans* (tabl. III et IV). Pour *Pseudocandona rouchi* Dan. qui n'a pas pondu en élevage à Moulis, j'ai étudié la taille des ovocytes. Ceux-ci sont très grands, le rapport C-O vaut 6,21, ce qui rapproche davantage cette espèce de *Mixtacandona* sp. (groupe III) que des autres espèces hypogées des genres *Pseudocandona* et *Candonopsis* (groupe II), où le rapport C-O se situe aux alentours de 8.

Dans le cas du genre *Candonopsis* pour lequel je n'ai pas eu de matériel épigé à mettre en élevage à Moulis, j'ai utilisé un échantillon de *Candonopsis kingsleii* dont les femelles ont été fixées à l'alcool (70 %).

Les ovocytes de cette espèce épigée (provenant du lac Caldarusani, en Roumanie) ont un rapport C-O nettement plus grand que celui des œufs de *Candonopsis boui* Dan. (tabl. III et IV).

TABLEAU IV. — Taille des ovocytes de plusieurs Candoninae rapportée à la taille de la carapace femelle.

GENRE ET ESPÈCE	CATÉGORIE ÉCOLOGIQUE	$\bar{X}_{OV}$	$s_{OV}$	$N_{OV}$	$\bar{X}_C$	$s_C$	$N_O$	$\frac{\bar{X}_C}{\bar{X}_{OV}}$
<b>Pseudocandona</b>								
<i>Ps. albicans</i> (Brady)	E-Tph	0,087	0,012	20	0,803	0,003	46	9,23
<i>Ps. rouchi</i> Dan.	Hy	0,118	0,008	23	0,733	0,004	23	6,21
<b>Candonopsis</b>								
<i>C. kingsleii</i> (Br. & Rob.)	E	0,090	0,014	15	1,000	0,004	20	11,11

$\bar{X}_{OV}$ ,  $s_{OV}$ , moyenne arithmétique et écart-type de la taille des ovocytes ;  $\bar{X}_C$ ,  $s_C$ , moyenne et écart-type de la longueur de la carapace ;  $N_{OV}$  et  $N_C$ , nombre d'exemplaires étudiés.

#### IV. DURÉE DU DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE ET POSTEMBRYONNAIRE

##### 1. Introduction

Pour les Candoninae épigées, on possède des observations sur la durée du développement postembryonnaire de *Candona candida* Sars, *Candona neglecta* Sars et *Pseudocandona albicans* (Br.). D'après les observations de ALM (1915), WOLF (1919), ROME (1947), HILLER (1972), *C. candida* a une durée de développement postembryonnaire qui varie entre deux et quatre mois, à des températures moyennes de 12-14°C. Pour *Ps. albicans*, ALM (1915) considère que le développement est très lent et qu'il dure plus de six mois ; par contre NÜCHTERLEIN (1969) a observé que cette espèce peut se développer dans les eaux interstitielles d'un ruisseau de Franconie en R.F.A. en trois mois. Ces données ont été obtenues à partir d'observations dans la nature, sur des populations qui se développent au début du printemps.

WOLGEMUTH (1914), SCHREIBER (1922), GANNING (1971) et TETART (1971) ont élevé en laboratoire des Cypridinae et Notodromadinae, en utilisant différentes températures. Ainsi par exemple *Heterocypris salinus* (Brady) a besoin, à 15°C, pour un développement embryonnaire, de neuf jours, et pour un développement postembryonnaire, de quarante jours. Ces durées sont raccourcies d'un tiers quand les élevages sont faits à 25°C. Les œufs n'éclosent.

pas à 5°C. D'après les données de ALM (1915), les Cypridinae du sud de la Suède [*Cypris pubera* (O.F. Müller), *Eucypris virens* (Jurine), *E. affinis* (Fisch), *E. crassa* (O. F. Müller), *E. lutaria* (Koch)] se développent au printemps en un à deux mois environ.

MCGREGOR (1969) a montré que, dans le lac Michigan, *Darwinula stevensoni* Br. & Rob. (Fam. Darwinulidae) a besoin d'un an pour son développement embryonnaire et post-embryonnaire.

HAGERMANN (1969) a montré que *Hirschmania viridis*, Ostracode marin (Fam. Cytheridae), élevé à une température de 10°C, effectue son développement embryonnaire en vingt-huit jours et les six premiers stades postembryonnaires en vingt-cinq jours. Ces données sont proches des observations faites dans la nature (un mois). Par contre les deux derniers stades sont très longs (stade 7 : quatre-six mois, stade 8 : quatre-cinq mois). D'après cet auteur les élevages des deux derniers stades de *H. viridis* à 5, 10 et 20°C ne donnent qu'une différence de dix  $\pm$  trois jours.

ELOFSON (1941) et THEISEN (1966) ont étudié des Cythérides marins ainsi que deux Myodocopides. Les Cythérides phytophiles et eurythermes vivant dans des eaux peu profondes ont un développement rapide. Dans les élevages de THEISEN, faits à une température variant entre 18 et 24°C, *Loxoconcha elliptica* Brady, *Elofsonia baltica* (Hirschmann), *Cytherura gibba* (O. F. Müller), *Cytherois fischeri* G. O. Sars, *Cytherois arenicola* Klie ont besoin de quatre à huit jours pour le développement embryonnaire et de onze à vingt-deux jours pour le développement postembryonnaire. Dans la nature, les durées du développement postembryonnaire sont plus longues (entre vingt-deux et trente jours).

Par rapport à ces espèces, certaines espèces qui vivent dans la région arctique, à des températures basses, par exemple *Philomedes globosus* (température 4-11°C), *Cytheridea papillosa* (température 5-19°C) se développent en trois ans environ (ELOFSON, 1941). *Philomedes globosus*, d'après ce dernier auteur, a besoin de huit mois pour le développement embryonnaire et de deux ans pour le développement postembryonnaire.

TABLEAU V. — Nombre de jours ( $\bar{X}$ ) entre la dernière mue et l'apparition du premier ovocyte dans l'oviducte.

ESPÈCE	CATÉGORIE ÉCOLOGIQUE	$\bar{X}$	s	N
<i>Candona dancaui</i> Dan.	E-Tph	6,60	0,69	5
<i>Pseudocandona pratensis</i> (Hartw.)	E-Tph	5,61	0,53	13
<i>Ps. albicans</i> (Brady)	E-Tph	3,25	1,31	4
<i>Ps. n. sp. aff. eremita</i>	Hy	10,64	1,39	7
<i>Ps. delamarei</i> Dan.	Hy	22,25	4,75	2
<i>Mixtacandona sp.</i>	Hy	23,25	1,25	2

$\bar{X}$ , moyenne arithmétique ; s, écart-type ; N, nombre d'observations.

TABLEAU VI. — Vitesse (nombre de jours — X) de sclérisation de l'organe de Zenker.

ESPÈCE	CATÉGORIE ÉCOLOGIQUE	$\bar{X}$	s	N
<i>Candona angulata</i> Müll.	E	12,00	1,00	2
<i>Pseudocandona pratensis</i> (Hartw.)	E-Tph	9,28	0,77	7
<i>Ps. delamarei</i> Dan.	Hy	18,37	0,62	4

$\bar{X}$ , moyenne arithmétique ; s, écart-type ; N, nombre d'observations.

TABLEAU VII. — Durée du développement embryonnaire, en jours.

GENRE ET ESPÈCE	CATÉGORIE ÉCOLOGIQUE	$\bar{X}$	s	N	INTERVALLE DE CONFIANCE 99 %
<b>Candona</b>					
<i>C. dancaui</i> Dan.	E-Tph	8,96	0,20	45	8,41-9,50
<i>C. angulata</i> Müll.	E	10,61	0,16	63	10,80-11,03
<b>Pseudocandona</b>					
<i>Ps. pratensis</i> (Hartw.)	E-Tph	11,44	0,32	32	10,55-12,32
<i>Ps. albicans</i> (Brady)	E-Tph	12,15	0,45	16	10,82-13,47
<i>Ps. n. sp. aff. eremita</i>	Hy	26,30	1,45	13	22,01-30,58

$\bar{X}$ , moyenne arithmétique ; s, écart-type ; N, nombre d'observations.

## 2. La durée du développement embryonnaire des Candoninae

Le tableau VII montre les espèces qui ont effectué leur développement embryonnaire dans les conditions écologiques de la grotte-laboratoire de Moulis, température moyenne 11,5°C (ROUCH, 1968). Les espèces troglaphiles *Candona dancaui*, *Pseudocandona pratensis* et *Ps. albicans* ont des durées de développement (de neuf à douze jours) proches de celle de *Candona angulata* Müll., espèce épigée (onze jours). Par contre, l'espèce troglobie *Pseudocandona n. sp. aff. eremita* éclôt, en moyenne, après vingt-six jours.

## 3. La durée du développement postembryonnaire des Candoninae

Les données présentées dans les tableaux VIII et IX montrent que les espèces troglaphiles *Candona dancaui* et *Pseudocandona albicans* se développent en trois-quatre mois

à 11,5°C. Ces valeurs sont proches des données connues pour *Candona candida* et *Ps. albicans* (voir également tabl. IX), deux-quatre mois. Par contre, les espèces troglobies ont une durée de développement plus longue, dépassant six mois (tabl. VIII et IX).

Il est à remarquer que *Mixtacandona* sp. appartenant au groupe III (exclusivement à représentants hypogés) a une durée de développement plus longue que celle des *Pseudocandona* n. sp. aff. *eremita* et *Ps. delamarei* (groupe II).

TABLEAU VIII. — Durée du développement postembryonnaire (Dp), en jours.

Nr. STADE	$\bar{X}$	s	N	Nr. STADE	$\bar{X}$	s	N
<i>Candona dancaui</i> Dan.				<i>Pseudocandona</i> n. sp. aff. <i>eremita</i>			
1	3,63	0,20	11	1	9,45	0,48	10
2	6,58	0,37	12	2	15,70	1,27	10
3	7,66	0,27	30	3	17,77	1,26	9
4	10,32	0,47	25	4	21,00	1,55	7
5	17,83	1,73	15	5	25,00	1,44	3
6	18,10	2,07	10	6	32,00		1
7	17,07	5,79	7	7	52,00		1
8	34,94	5,04	18	8	55,25	3,90	6
Dp	126,15			Dp	228,17		
<i>Pseudocandona albicans</i> (Brady)				<i>Pseudocandona delamarei</i> Dan.			
1	6,42	0,41	13	5	30,00		1
2	11,35	1,08	10	6	91,5		1
3	11,27	1,10	11	7	42,5		1
4	11,33	1,39	9	8	84,37	6,22	4
5	13,38	1,14	9	Dp (5-8)	248,37		
6	11,25	1,47	8	<i>Mixtacandona</i> sp.			
7	13,55	2,08	9	5	70,00		1
8	13,00	0,72	5	6	131,50	40,50	2
Dp	91,55			7	181,66	21,92	3
				8	105,00	15,00	2
				Dp (5-8)	489,16		

$\bar{X}$ , moyenne arithmétique ; s, écart-type ; N, nombre d'observations.

TABLEAU XI. — Durée du développement postembryonnaire, en mois.

GENRE ET ESPÈCE	GR.	CATÉGORIE ÉCOLOGIQUE	N. MOIS	AUTEURS
<b>Candona</b>				
	I			
<i>C. candida</i> Sars		E	2-4	ALM (1915), WOLF (1919), ROME (1947), HILLER (1972)
<i>C. dancaui</i> Dan.		E-Tph	4,2	+
<b>Pseudocandona</b>				
	II			
<i>Ps. albicans</i> (Brady)		E-Tph	3,0	NÜCHTERLEIN (1969), +
<i>Ps. n. sp. aff. eremita</i>		Hy	7,5	+
<i>Ps. delamarei</i> Dan. (stades 5-8)		Hy	8,2	+
<b>Mixtacandona</b>				
	III			
<i>Mixtacandona</i> sp. (stades 5-8)		Hy	16,2	+

(+, données originales ; groupes I-III, I, groupe à représentants exclusivement épigés ; II, groupe à représentants épigés et hypogés ; III, groupe à représentants exclusivement hypogés.)

## V. LA MUE DU DERNIER STADE JUVÉNILE

### 1. Introduction

Pour atteindre l'état adulte, les juvéniles des Ostracodes Candoninae passent par huit stades postembryonnaires, chacun étant suivi d'une mue.

Des différences entre les caractères de la mue de différents groupes d'Ostracodes ont été mises en évidence (ELOFSON, 1941). Ainsi KESLING (1951) a montré que la mue des valves de *Cypridopsis vidua* (Cypridinae) se fait d'une manière asynchrone. KLIE (1926) a remarqué que l'Ostracode sort de l'exuvie par une fente dorsale chez les Cyprididae, tandis que ELOFSON (1941) a montré que les Cytheridae sortent par une fente antéro-médiane.

### 2. La mue du 8<sup>e</sup> stade postembryonnaire chez les Candoninae

J'ai observé le processus de mue chez des juvéniles au 8<sup>e</sup> stade de *Pseudocandona pratensis*, *Pseudocandona n. sp. aff. eremita* et *Ps. rouchi*. Au moins douze heures avant la mue le juvénile ne se nourrit plus, le tube digestif reste vide. L'animal reste très mobile. Environ huit heures avant la sortie de l'adulte, les nouvelles valves sont visibles sous l'ancienne carapace. A l'intérieur de l'antenne on voit le contour des nouveaux phanères.

Une à deux heures avant la sortie de l'adulte, l'animal devient moins mobile. Seule la furca bouge activement provoquant des ondes de contractions qui vont de la partie pos-

térieure vers l'antérieure dans toute la région dorsale. Le premier appendice qui sort du côté antéro-dorsal par une fente médiane est l'antennule. La croissance de la nouvelle carapace ayant la taille et la forme de l'adulte se fait dans la dernière phase, très rapidement (quelques minutes), durant la sortie des appendices. La nouvelle carapace est faiblement calcifiée, les lamelles sont opaques, blanchâtres ; on voit par transparence de grosses cellules qui assurent la calcification de la carapace (cf. TURPEN & ANGELL, 1971). L'animal après la mue est très actif. Après six à douze heures le tube digestif est plein.

### 3. Aberrations de la carapace dues à la mue

Les aberrations suivantes ont été observées : *a*) la séparation et la croissance des valves sont asynchrones ; tandis que la valve gauche se développe normalement, la valve droite reste plus petite ; *b*) l'ancienne valve se sépare tardivement ou reste accrochée à la nouvelle ; *c*) la valve droite ne s'emboîte pas normalement dans la valve gauche, surtout du côté ventral ; *d*) l'animal ne peut pas sortir complètement de l'exuvie ; *e*) les valves ne se calcifient pas et se déforment surtout dans la région des impressions des muscles adducteurs centraux ainsi que dans la région dorsale surtout du côté des impressions musculaires. Dans cette dernière région se forment des sulci dorso-transversaux. La figure 5 présente un tel exemple chez *Pseudocandona* n. sp. aff. *eremita*. Les valves déformées ne reviennent pas à leur forme normale.

### 4. Le problème des mues chez l'adulte

Les adultes continuent de muer chez les Ostracodes Myodocopides (BAKER, 1977). Ce phénomène exceptionnel pour des Entomostracés est démontré par des observations faites dans les populations naturelles où l'on a trouvé deux classes d'adultes suivant la taille de la carapace. Chez les Candoninac élevés dans la grotte-laboratoire de Moulis, où j'ai suivi des animaux pendant tout leur cycle vital, je n'ai jamais observé de mues chez l'adulte.

## VI. LA PUBERTÉ

### 1. Introduction

Cette phase, qu'on peut appeler aussi pré-maturité sexuelle ou pré-reproductivité, est caractérisée par l'acquisition de la forme définitive des organes sexuels, ainsi que par la calcification complète de la carapace.

### 2. La calcification des valves

La calcification des valves chez un Ostracode Cypridacé a été décrite récemment par TURPEN & ANGELL (1971). Des observations plus anciennes ont été faites par FASSBINDER (1912).

La calcification chez *Heterocypris* sp. dure environ sept heures après la mue (TURPEN & ANGELL, 1971). Chez *C. angulata* et *C. dancaui* les valves se calcifient et deviennent trans-

parentes après environ vingt-quatre heures. Si pendant cette période on exerce une pression sur les valves celles-ci se déforment, ce qui n'est pas le cas chez les adultes matures.

### 3. Le développement des rosettes de l'organe de Zenker chez le mâle

L'organe de Zenker (fig. 1, A) apparaît seulement après la dernière mue et est représenté par un tube dépourvu de rosettes à spicules (fig. 1, B). Celles-ci se forment durant les jours qui suivent. Pour une description détaillée de la morphologie de l'organe de Zenker chez les Cypridacés, voir DANIELOPOL (1978). Chez les espèces épigées *Ps. pratensis* et *C. angulata*, le développement des spicules (croissance et sclérification) semble s'achever plus vite que chez l'espèce hypogée *Ps. delamarei* (tabl. VI). Ces observations doivent être considérées avec prudence étant donné la subjectivité des appréciations de l'état final de sclérification. J'ai présenté ces données à titre indicatif ; ce problème devrait être repris en utilisant des méthodes plus précises.

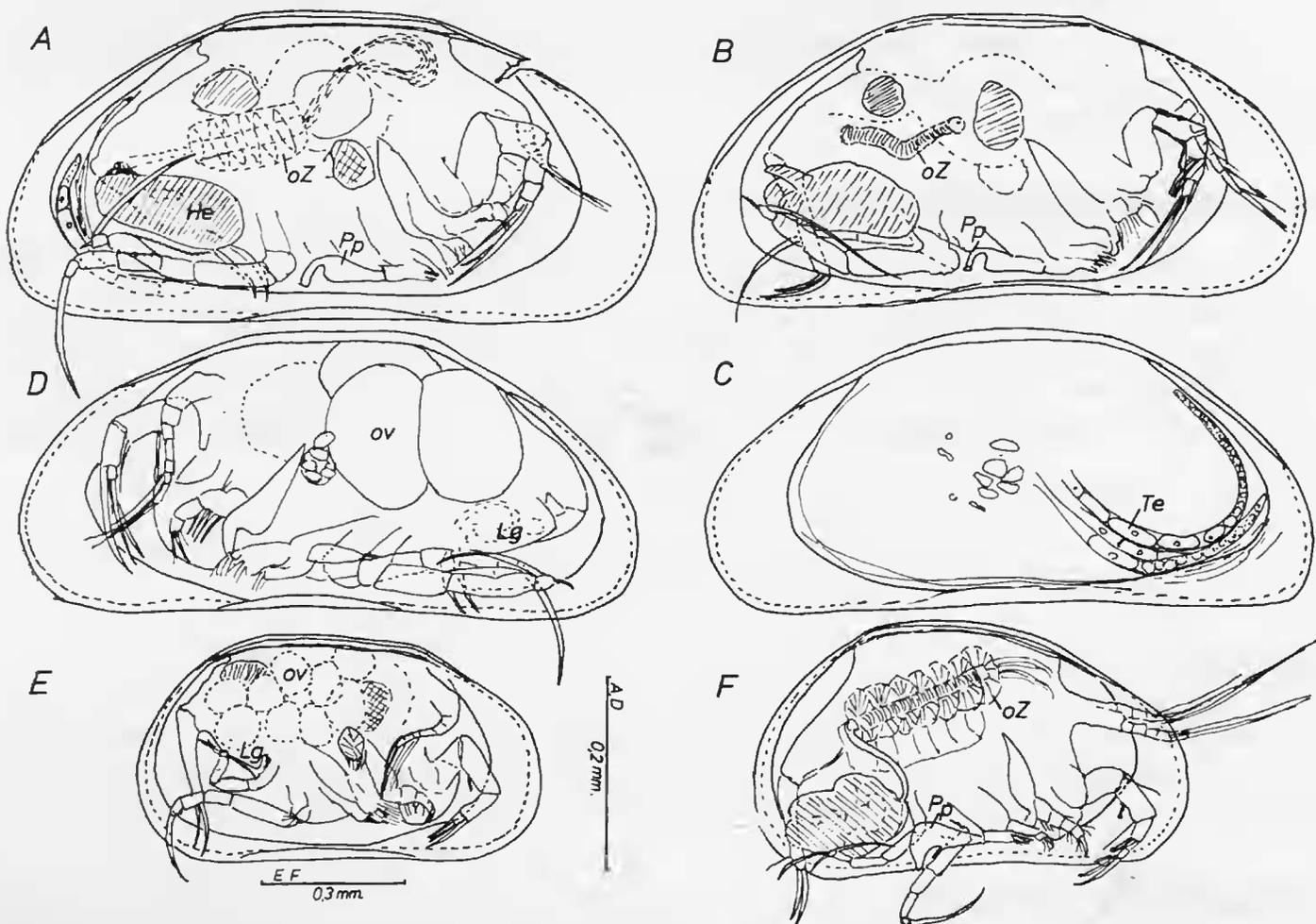


FIG. 1. — A-D, *Mixtacandona* sp. (aff. *chappuisi*), (Bogdan Voda) : A, mâle en état de reproduction ; B, mâle, ayant récemment mué (phase de puberté) ; C, mâle, valve droite avec trois lobes testiculaires ; D, femelle ovigère. — E, *Pseudocandona albicans* (Br.), femelle ovigère. — F, *Pseudocandona pratensis* (Hartw.), mâle en état de reproduction.

OZ, organe de Zenker ; Te, testicules ; He, hémipénis ; P.p., palpe préhensile du maxille ; Lg, lobe génital.

#### 4. Le développement des pièces internes de l'organe copulateur du mâle

Des observations ont été faites chez *Candona angulata*, *C. dancaui* et *Pseudocandona pratensis*. Cet organe prend sa forme définitive après la dernière mue (fig. 3, A). La pièce « M » (fig. 3, C) et les rainures internes ainsi que le labyrinthe (fig. 3, B) et le manehon (fig. 3, E) se développent pendant les jours qui suivent la dernière mue.

Au début le péniferum a une couleur blanchâtre et opaque (fig. 3, A). Cette couleur disparaît après quelques jours quand le péniferum devient transparent, et on reconnaît les pièces internes fortement sclérifiées (fig. 3, B).

#### 5. Le développement des lobes testiculaires

Tous les Candoninae étudiés, à l'exception de *Mixtacandona* sp., possèdent quatre lobes testiculaires (fig. 1, C) qui deviennent fonctionnels en quelques jours, après la dernière mue. *Mixtacandona* sp. possède trois lobes fonctionnels (fig. 2, C). Ces lobes sont très minces par rapport à ceux de l'espèce épigée *Pseudocandona* aff. *pratensis* (fig. 1, C).

#### 6. L'apparition des ovocytes dans l'oviducte

L'ovaire des Ostracodes Cyprididae a une forme tubulaire et est placé à l'extérieur du corps (fig. 2, A, B). Seul l'oviducte se trouve à l'intérieur du corps (voir détails in HARTMANN, 1968). L'ovaire en devenant fonctionnel émet des ovogonies qui se transforment en ovocytes et en cellules nutritives. Les ovocytes passant dans l'oviducte (fig. 1, D, E) accroissent rapidement leur taille (phase de vitellogénèse). La durée jusqu'à l'apparition des premiers ovocytes dans l'oviducte peut donner une idée de la durée nécessaire à l'ovaire pour qu'il devienne fonctionnel. Le tableau V montre les espèces étudiées ainsi que les données obtenues. On remarque que les espèces épigées considérées comme « troglaphiles » ont besoin de trois à six jours pour que l'ovaire devienne fonctionnel, tandis que les espèces troglobies demandent dix à vingt-trois jours. Encore une fois *Mixtacandona* sp. possède la durée la plus longue parmi les six espèces de Candoninae étudiés. Il est à remarquer que chez *Ps. delamarei*, une espèce appartenant au groupe II (à représentants épigés et hypogés), la durée jusqu'à la « première ovogénèse » est plus proche de celle de *Mixtacandona* que de *Pseudocandona* aff. *eremita*.

### VII. LA MATURITÉ SEXUELLE

Cette période débute au moment où les organes sexuels deviennent fonctionnels.

#### 1. L'accouplement

MCGREGOR & KESLING (1969) ont étudié en détail l'accouplement chez l'Ostracode épigé *Fabaeformiscandona suburbana*. Chez certains Crustacés hypogés l'accouplement se fait différemment des animaux épigés. MAGNIEZ (1978) a revu ce problème chez les Crustacés Péracarides. Les Amphipodes et les Isopodes vivant dans des systèmes interstitiels ont une phase de précopulation très courte par rapport aux formes épigées. J'ai pu observer les détails de l'accouplement chez les espèces épigées *Ps. pratensis*, *C. angulata* et *C. dancaui*, ainsi que chez les hypogées *Ps. rouchi* et *Mixtacandona* sp.

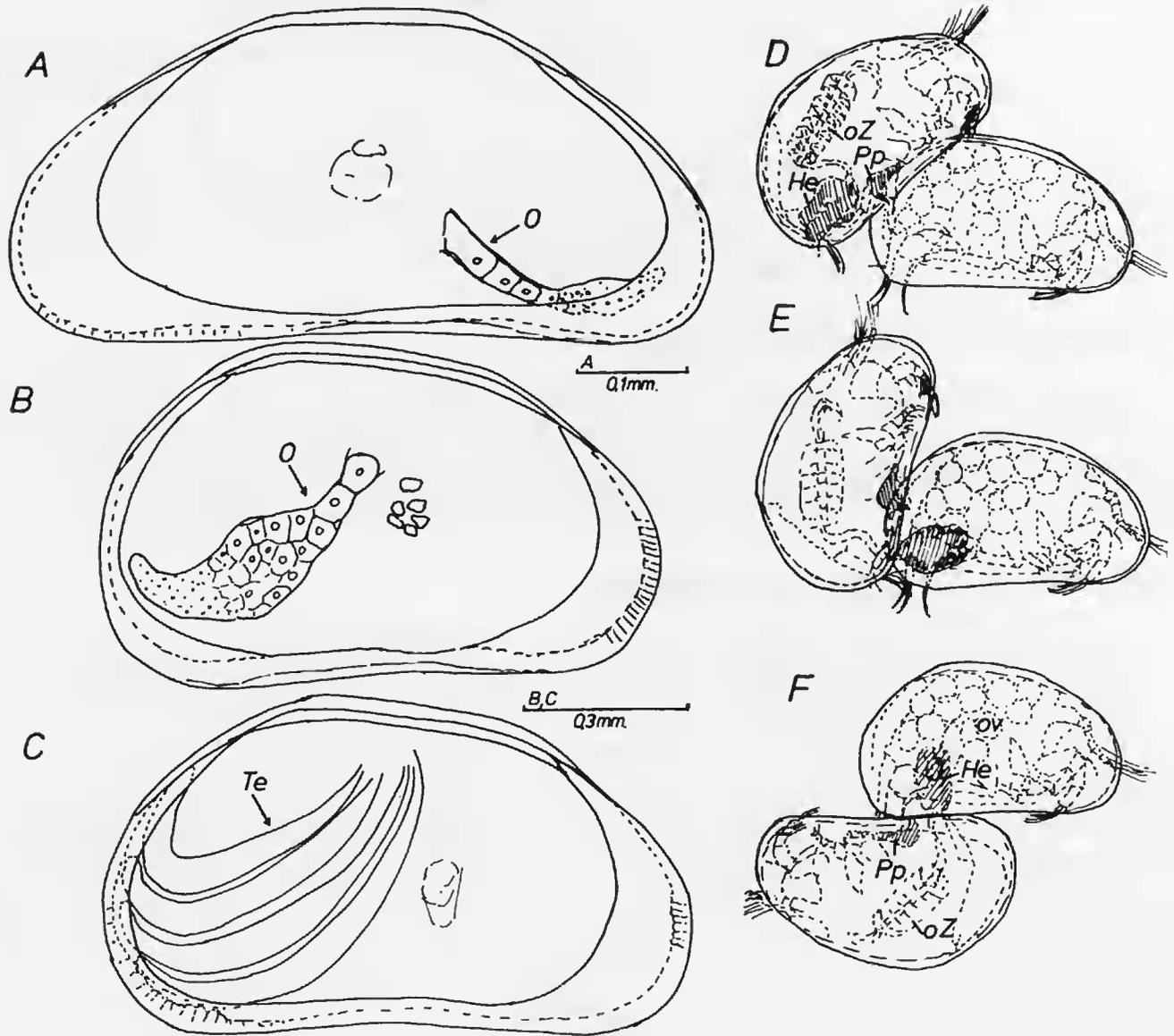


FIG. 2. — A, *Mixtacandona* sp. (aff. *chappuisi*), femelle (Bogdan Voda), valve droite avec ovaire (O). — B, C, *Pseudocandona* sp. aff. *pratensis* (Seewinkel, Lake 12) : B, femelle, valve gauche avec ovaire ; C, mâle, valve gauche avec les 4 lobes testiculaires (Te). — D-F, *Pseudocandona pratensis* (Dourdou), trois phases successives pendant l'accouplement (voir aussi texte).

OZ, organe de Zenker ; Ov, ovocyte ; P.p., palpe préhensile du maxille.

#### a — La position d'accouplement

Chez les espèces *C. dancaui*, *C. angulata* et *Mixtacandona* sp. le mâle chevauche la femelle en position postéro-dorsale ; ceci concorde avec les données de MCGREGOR & KESLING (1969). Chez les deux espèces du genre *Pseudocandona* étudiées (*Ps. pratensis* et *Ps. rouchi*), le mâle se fixe au début sur la femelle en position postéro-dorsale ; il glisse ensuite du côté ventral et s'oriente du côté opposé à celui de la femelle (fig. 2, D-F). Le couple reste dans cette position pendant toute la période de la copulation.

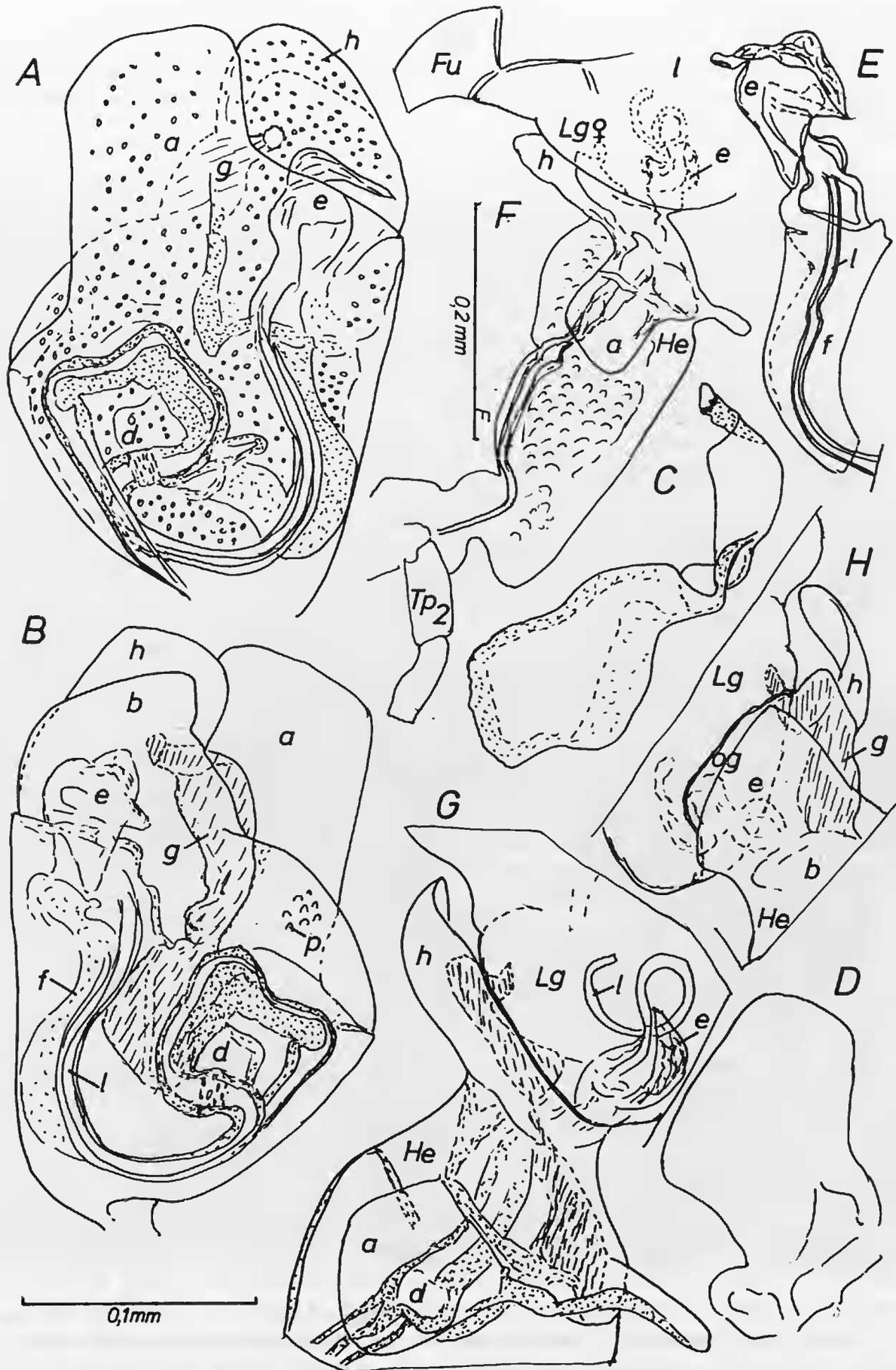


FIG. 3. — *Pseudocandona pratensis* (Dourdou) : A, hémipénis, vue latérale (phase de puberté) ; B, hémipénis, vue médiale (phase reproductive) ; C, pièce « M » ; D, lobe « D » ; E, le complexe « manchon-bourse copulatrice » ; F-H, position de l'hémipénis pendant la copulation.

a, lobe latéral ; b, lobe médial ; c, rainure sclérisée ; d, labyrinthe ; e, bourse copulatrice ; f, manchon ; g, pièce « M » ; h, lobe « D » ; l, tube copulateur ; He, hémipénis ; Lg, lobe génital, femelle ; og, orifice génital femelle ; Tp<sub>2</sub>, patte nettoyeuse.

b — *Le rôle des palpes préhensiles du mâle, de la pièce « M » et de la bourse copulatrice pendant l'accouplement*

Les palpes préhensiles du maxille du mâle sont utilisés seulement pour maintenir la femelle. Ils accrochent le creux postéro-dorsal de la carapace femelle (fig. 2, D, E). Cette phase est courte et dure jusqu'à la fixation de l'hémipénis au lobe génital femelle. Les parties distales de la pièce « M » et de la bourse copulatrice (fig. 3, G, E-H et fig. 4, A-D) jouent un rôle sensoriel important pendant la copulation. La bourse copulatrice est introduite profondément dans le vagin (fig. 3, F, G) tandis que la pièce « M » touche le creux du vagin (fig. 3, G, H). Les lobes distaux du péniferum viennent peu en contact avec (fig. 3, B, D, F, G) le lobe génital femelle.

c — *L'érection de l'hémipénis*

MCGREGOR & KESLING (1969) ont montré que l'érection de l'hémipénis se fait par la contraction d'une paire de muscles existant à l'intérieur du corps ainsi que par la contraction et le déplacement en position dorso-ventrale de l'organe de Zenker.

Chez *Pseudocandona pratensis*, *Pseudocandona rouchi* et *Candona angulata*, que j'ai étudiés en détail, on remarque trois phases dans le processus d'érection de l'hémipénis. Au début un entraînement vers l'avant du complexe pénien et une rotation à 180°. Cette première phase est semblable à celle décrite par HART & HART (1969) chez les Entocytheridae. Suit l'entraînement du labyrinthe en avant et le dépliage (allongement) de la gaine pénienne. Enfin il y a l'entraînement du tube copulateur à l'extérieur de la bourse copulatrice et le rabattement du lobe latéral vers le côté proximal (fig. 3, F ; 4, A). Le déplacement des pièces internes de l'hémipénis, comme je l'ai montré ailleurs (1978), serait dû à la pression de l'hémolymphe qui circule dans un tissu lacunaire placé à l'intérieur de l'hémipénis sous le rameau transversal du labyrinthe. L'organe de Zenker ne joue dans les cas examinés qu'un rôle dans le pompage des spermatozoïdes.

L'érection se produit aussi en absence de la femelle par le simple contact d'une particule solide, comme je l'ai remarqué chez un mâle de *Ps. rouchi*. Dans ce cas, il y a une érection partielle avec sortie de l'hémipénis à l'extérieur de la carapace, rotation à 180° et allongement de la gaine pénienne. De tels mouvements sont visibles aussi chez *Ps. pratensis*. Dans ce cas il semble que les mouvements soient nécessaires pour le réarrangement (pliage) des pièces internes à l'intérieur de la gaine pénienne après l'accouplement.

d — *Durée et nombre d'accouplements*

Des variations individuelles du temps d'accouplement existent. Ainsi dans deux cas observés chez *Ps. rouchi* l'accouplement a duré respectivement quatre minutes environ et treize minutes. Dans ce dernier cas l'accouplement, avant que l'organe de Zenker ne fonctionne, dure deux minutes, l'organe de Zenker pompe les spermatozoïdes environ trois minutes, enfin le couple reste lié encore sept minutes. Chez *Ps. pratensis* l'accouplement a été observé sur environ trente couples ; il dure jusqu'à quatre-cinq minutes. L'organe de Zenker pompe pendant une à deux minutes.

Chez un couple de *C. dancaui* l'accouplement a duré environ deux minutes avec fonctionnement de l'organe de Zenker pendant une minute. Chez *Candona dancaui* le mâle

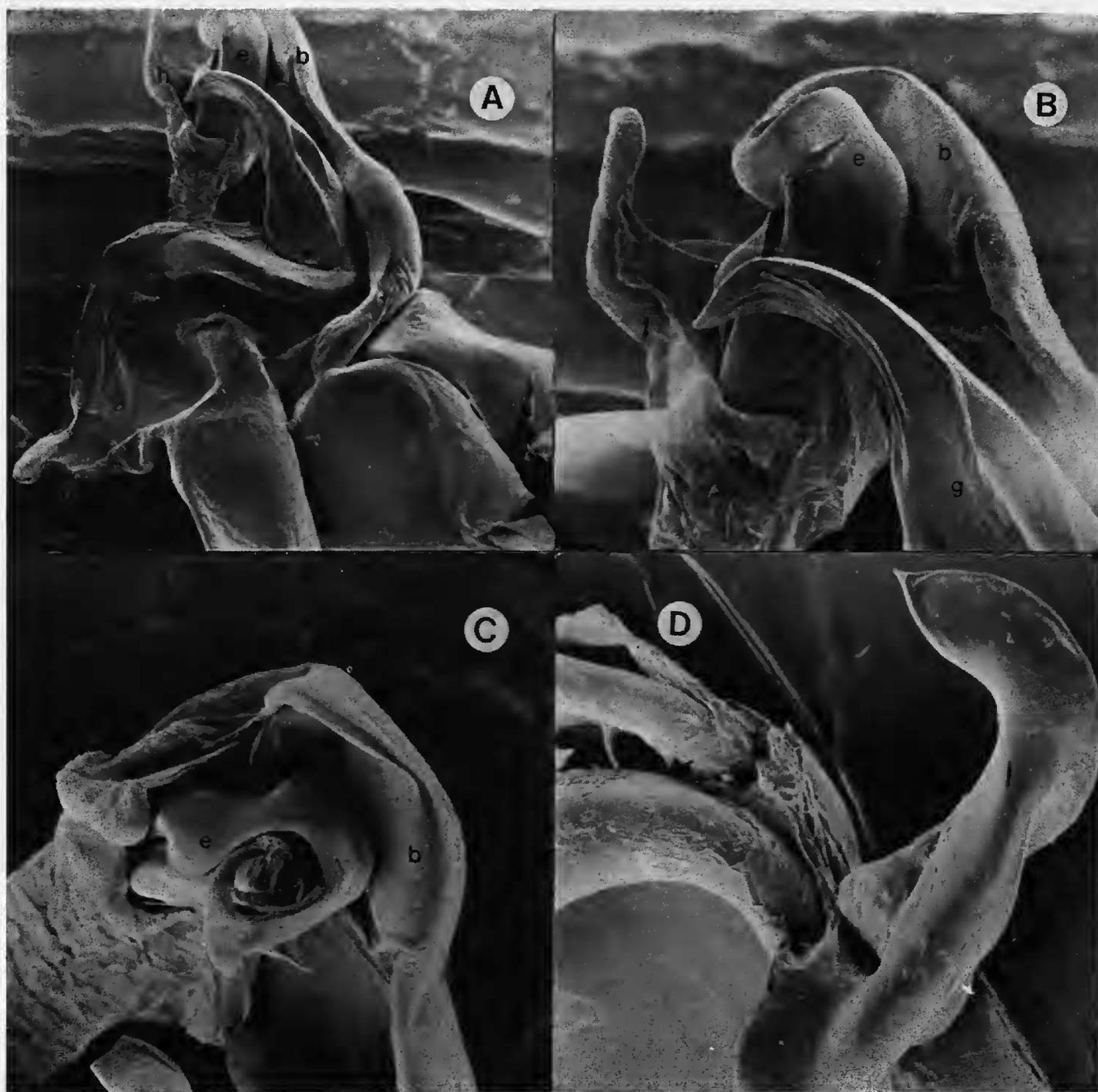


FIG. 4. — *Candona angulata* G. W. Müll., mâle (étang de Lers), hémipénis en érection : A, vue générale (240 ×) ; B, C, détails du tiers apical (600 ×) ; D, moitié distale de la pièce « M » (600 ×).  
a, lobe latéral ; b, lobe médial ; h, lobe « D » ; g, pièce « M » ; e, bourse copulatrice.

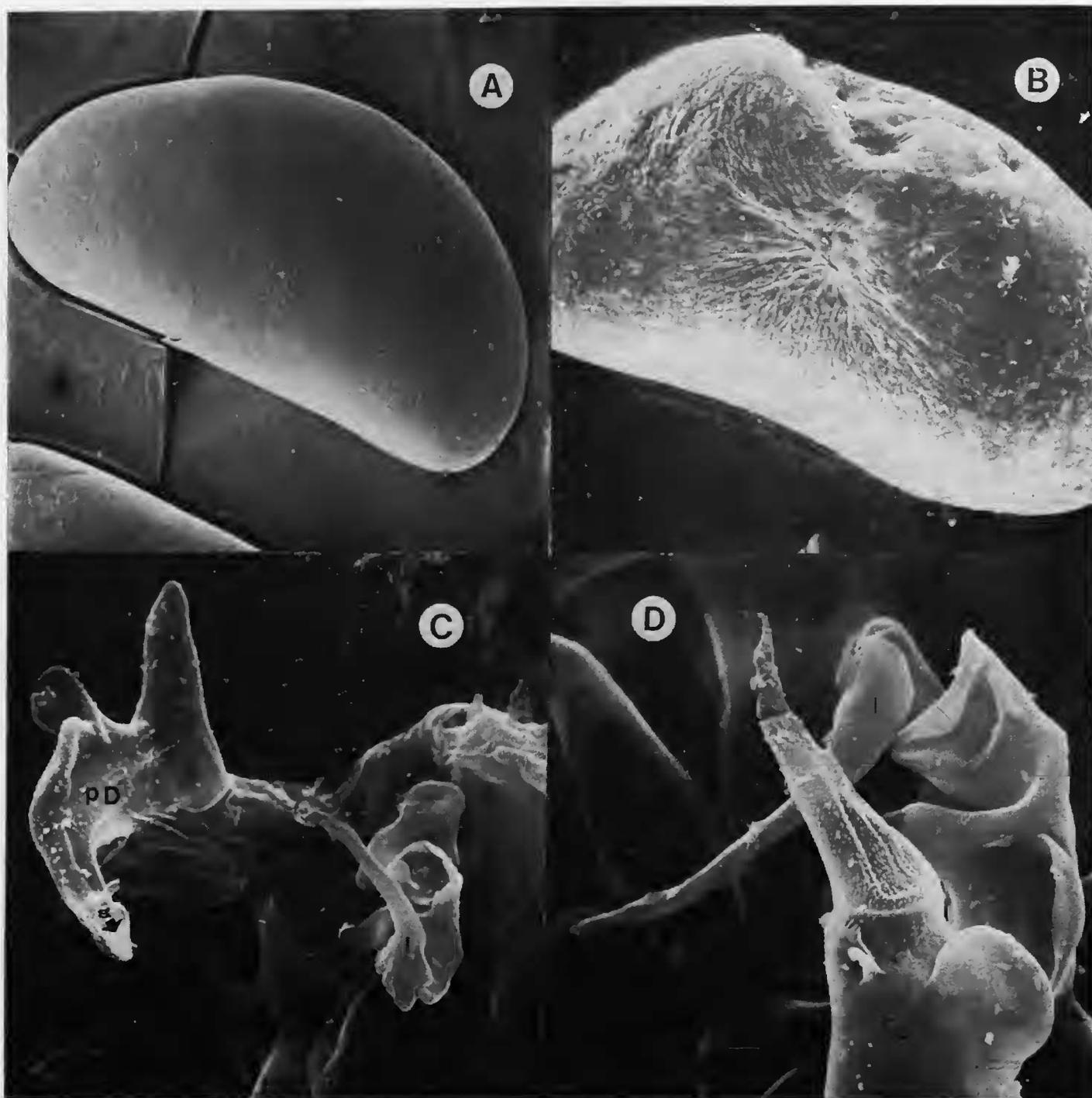


FIG. 5. — A, B, *Pseudocandona* n. sp. aff. *eremita* (Hotarele), femelle : A, valve gauche ayant normalement mué, calcifiée ; B, valve droite déformée après la mue (insuffisante calcification de la paroi externe). — C, D, *Limnocythere sancti-patricii* (Br. & Rob.), mâle (Lunz, Mittersee), hémipénis et furca : C, détails de la pièce distale (p.D.), du tube copulateur (l) et du crochet accessoire (CA) (S, extrémité à rainures longitudinales et processus digitiforme) ; D, furca (Fu) et tube copulateur (l).

peut s'accoupler plusieurs fois durant sa vie. Ainsi un couple mâle et femelle obtenu en élevage s'est accouplé six fois.

Expérimentalement j'ai changé les femelles et trois accouplements ont eu lieu à un intervalle de trente minutes. Ainsi ces données montrent que le comportement sexuel des Candoninae hypogés est semblable à celui des formes épigées.

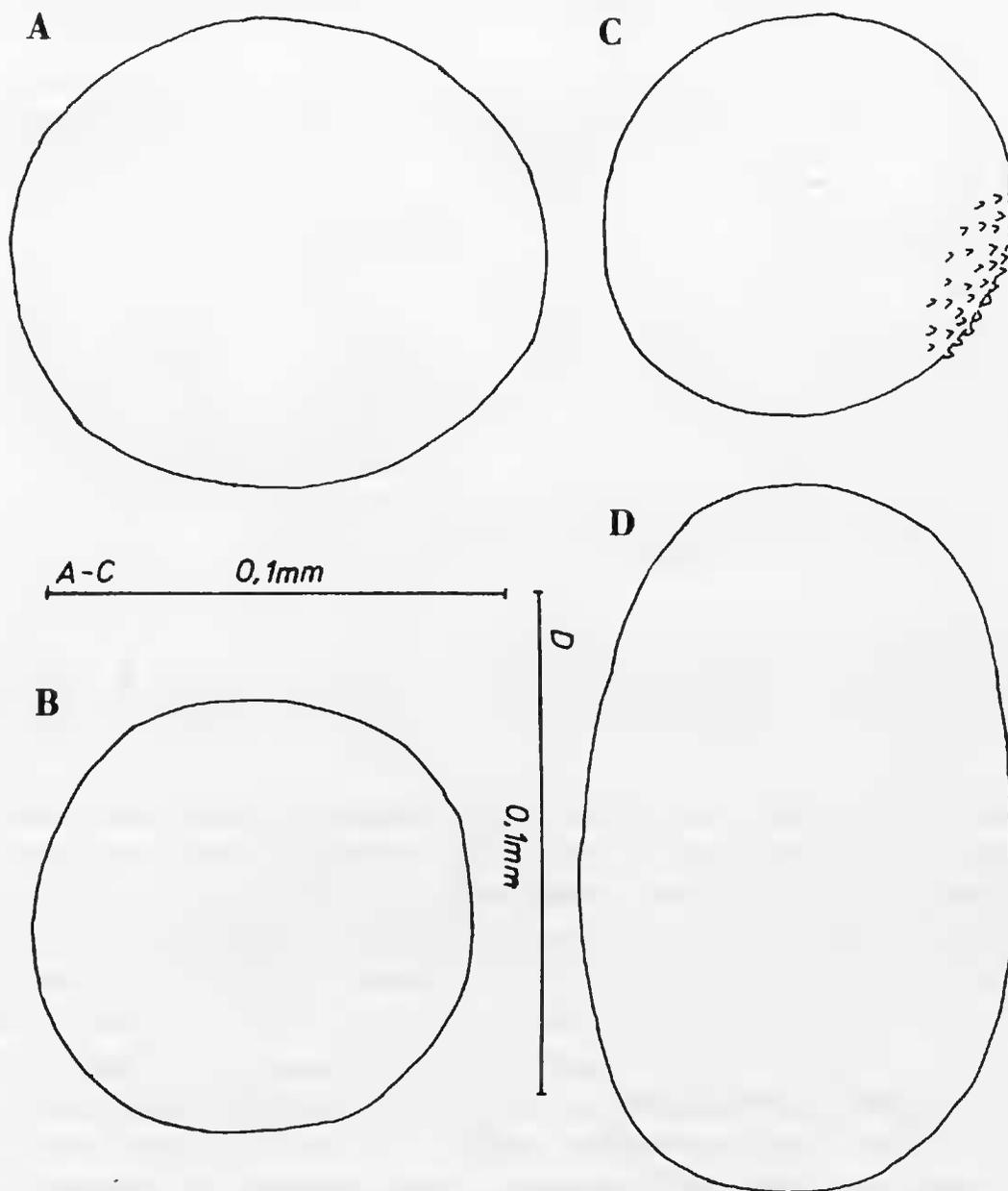


FIG. 6. — Forme des œufs chez trois espèces de Candoninae et une espèce de Cyclocypridinae ; A, *Mixtacandona* sp. (aff. *chappuisi*) ; B, *Pseudocandona pratensis* (Hartw.) ; C, *Pseudocandona marchica* (Hartw.) ; D, *Cypria* sp.

## 2. La ponte

Aucune étude systématique de ce processus n'avait été jusqu'à présent entreprise chez les Ostracodes. La majorité des observations portent sur des exemplaires prélevés dans la nature (WOLGEMUTH, 1914 ; SCHREIBER, 1922 ; THEISEN, 1966 ; TETART, 1970). Ce

dernier auteur a suggéré que les Candoninae pondent pendant toute la période adulte. Les élevages entrepris ont permis de faire des observations sur plusieurs aspects de la ponte : le temps écoulé jusqu'à la première ponte, le rythme de ponte, le nombre d'œufs déposés journellement, ainsi que l'évolution des ovocytes dans les oviductes.

a — La première ponte a été observée chez les espèces suivantes : *Pseudocandona albicans*, *Ps. n. sp. aff. eremita*, *Ps. pratensis*, *Ps. delamarei*, *Candona dancaui* et *Mixtacandona sp.* (tabl. X).

TABLEAU X. — Nombre de jours depuis la dernière mue jusqu'à la première ponte.

ESPÈCE	CATÉGORIE ÉCOLOGIQUE	$\bar{X}$	s	N
<i>Pseudocandona pratensis</i> (Hartw.)	E-Tph	12,50	2,50	2
<i>Ps. albicans</i> (Brady)	E-Tph	10,25	2,36	4
<i>Ps. n. sp. aff. eremita</i>	Hy	35,1	4,04	5
<i>Ps. delamarei</i> Dan.	Hy	64,5		1

$\bar{X}$ , moyenne arithmétique ; s, écart-type ; N, nombre d'observations.

Les deux premières espèces sont parthénogénétiques.

*Ps. albicans* pond pour la première fois après dix jours en moyenne, tandis que *Ps. n. sp. aff. eremita* a besoin de trente-cinq jours, en moyenne. Dans le cas des espèces amphigoniques *Ps. pratensis* et *Ps. delamarei*, on a formé des couples dès le premier jour de la phase adulte. Dans le cas de l'espèce épigée (*Ps. pratensis*) les premiers œufs sont déposés après douze jours en moyenne tandis qu'un exemplaire de *Ps. delamarei* a pondu après soixante-quatre jours. Pour *C. dancaui* on a formé un couple après vingt et un jours. L'accouplement s'est produit le même jour et les premiers œufs ont été déposés le lendemain (fig. 8, D).

Les cinq œufs de *Mixtacandona sp.* ont été obtenus chez quatre femelles prélevées dans l'échantillon original. Ces œufs ont été déposés sept mois après la mise en élevage.

b — Le rythme de ponte a été observé chez *C. angulata*, *C. dancaui*, *Ps. marchica*, *Ps. albicans*, *Ps. pratensis*, *Pseudocandona n. sp. aff. eremita*, *Ps. delamarei* et *Candonopsis boui*. On a examiné des exemplaires adultes prélevés dans la nature ainsi que des exemplaires obtenus en élevage. Les figures 8-13 montrent que le rythme de ponte est irrégulier. La ponte peut se poursuivre pendant quelques jours sans interruption. Elle est suivie d'une pause plus ou moins longue. Les espèces épigées ont un rythme plus actif de ponte. *Ps. albicans* (fig. 9, a, b, c), *Ps. pratensis* (fig. 10, a, b) et *C. dancaui* (fig. 8, c, d) peuvent pondre pendant quatre à huit jours sans interruption. Les espèces troglobies *Ps. n. sp. aff. eremita*, *Ps. delamarei* et *C. boui* pondent rarement trois-quatre jours d'affilée (fig. 11, 12, 13).

Le rythme de ponte est plus actif dans la première moitié de la période de ponte chez les espèces *Ps. albicans*, *Ps. pratensis*, *C. dancaui*, *C. angulata*. Un exemplaire de *Ps. albicans* a pondu pendant trois mois ; il est entré ensuite dans une phase de repos pendant trois mois et finalement a repris la ponte pendant un mois.

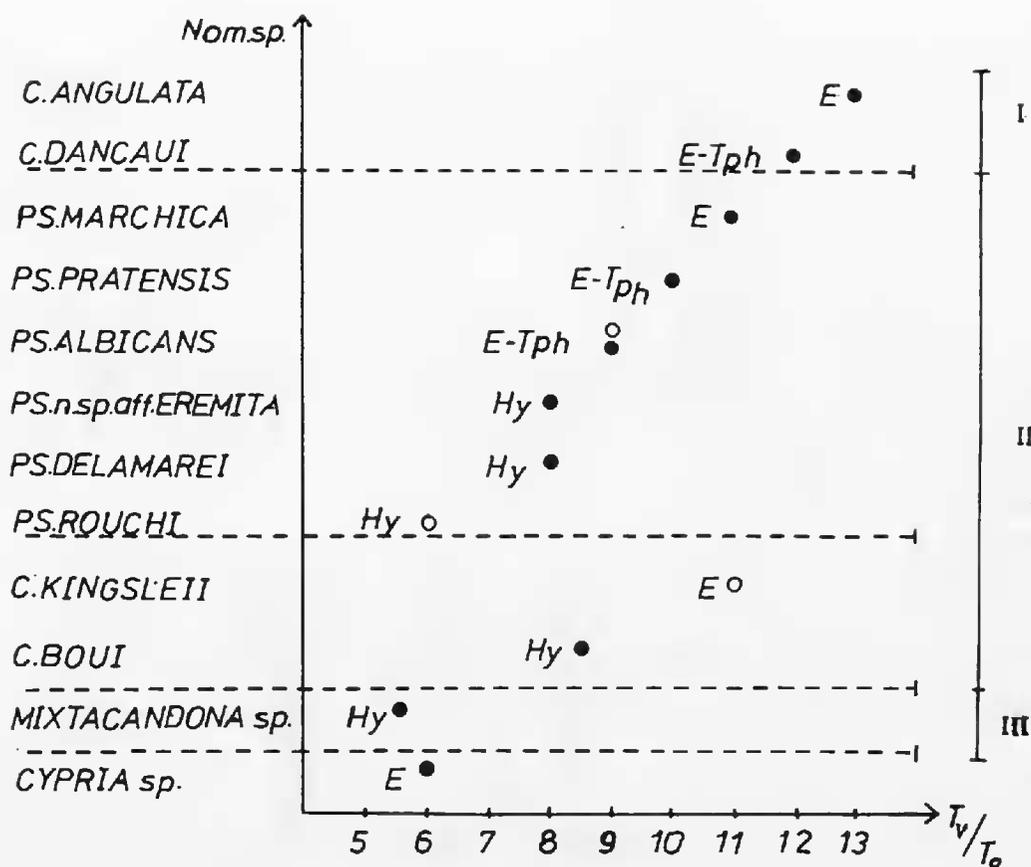


FIG. 7. — Rapport longueur carapace/taille œufs et (ou) ovocyte chez les espèces de Candoninac.

E, espèce épigée ; Tph, troglophile ; Hy, hypogée ; I, groupe à représentants exclusivement épigés ; II, groupe à représentants épigés et hypogés ; III, groupe à représentants exclusivement hypogés.

c — Le nombre d'œufs (cf. tabl. XI pour les espèces étudiées) : si on divise en deux la période pendant laquelle la ponte a été observée ainsi que le nombre total des œufs pondus, on remarque que le nombre des œufs chez les espèces épigées et hypogées est nettement plus grand dans la première moitié de la période de ponte que dans la seconde. Une seule espèce, *Ps. delamarei*, fait exception à cette règle et cela pourrait être dû au nombre réduit d'œufs déposés.

Le nombre d'œufs déposés journellement chez les espèces épigées *C. angulata*, *C. dancaui*, *Ps. marchica*, *Ps. pratensis* et *Ps. albicans* est très variable. Il peut atteindre dix-huit œufs comme chez *C. angulata* (fig. 8, b) ou même vingt-cinq comme chez *C. dancaui* (fig. 8, d). En moyenne le nombre d'œufs pondus journellement est égal à quatre ou supérieur à ce nombre chez les espèces épigées étudiées (cf. fig. 8-10). Chez les espèces troglobies *Ps. n. sp. aff. eremita*, *Ps. delamarei* et *C. boui* le nombre d'œufs déposés journellement est plus faible, en moyenne un à deux œufs, rarement on trouve trois-quatre œufs (fig. 11-13).

d — L'évolution des ovocytes dans les oviductes pendant la période de ponte (cf. fig. 8-11 et 13) : on a pu compter dans les oviductes jusqu'à douze à quatorze ovocytes ; dans certains cas le nombre est plus grand mais on ne peut les compter car ils sont masqués par d'autres ovocytes. Les femelles des espèces épigées *C. angulata*, *C. dancaui*, *Ps. albicans* et *Ps. pratensis* peuvent contenir jusqu'à vingt ovocytes par oviducte. Entre deux périodes de ponte le nombre d'ovocytes s'accroît dans l'oviducte (fig. 8, c ; 9, a-c ; 10), surtout dans

TABLEAU XI. — L'activité ovogénétique pendant la première et la deuxième moitié de la période de ponte.

GENRE ET ESPÈCE	J	$\bar{O}$	$\bar{O}_1$	$\bar{O}_2$	N♀
<b>Candona</b>					
<i>C. dancaui</i> Dan.	42,5	112,0	82,0	29,0	2
<i>C. angulata</i> Müll.	15,75	35,5	28,5	7,0	4
<b>Pseudocandona</b>					
<i>Ps. marchica</i> (Hartw.)	25,7	33,0	22,0	11,0	3
<i>Ps. pratensis</i> (Hartw.)	21,25	65,5	37,0	28,5	4
<i>Ps. albicans</i> (Br.)	33,75	66,5	42,75	23,75	4
<i>Ps. n. sp. aff. eremita</i>	26,42	9,16	6,08	3,08	12
<i>Ps. delamarei</i> Dan.	25,0	8,0	4,33	3,67	3
<b>Candonopsis</b>					
<i>C. boui</i> Dan.	45,0	13,0	10,0	3,0	2

$\bar{J}$ , durée de la période de ponte en jours ;  $\bar{O}$ , nombre total des œufs déposés ;  $\bar{O}_1$ ,  $\bar{O}_2$ , nombre des œufs déposés pendant la première et la deuxième moitié de la période de ponte, moyennes arithmétiques ; N♀, nombre de femelles observées.

la première moitié de la période ovogénétique. Dans la deuxième période le nombre des ovocytes ne s'accroît que faiblement. Le nombre maximal d'ovocytes stocké dans l'oviducte des espèces troglobies *Ps. n. sp. aff. eremita* et *Ps. delamarei* est plus réduit que chez les espèces épigées. On observe en général deux-quatre, rarement six ovocytes (fig. 11 ; 13, a).

## IX. LA SÉNESCENCE

Cette étape de la vie de l'adulte peut être aisément délimitée chez les femelles des Candoninae à partir du moment où l'ovaire ne fonctionne plus et où le nombre des ovocytes reste inchangé dans l'oviducte (fig. 8, 9). L'activité motrice des mâles et des femelles se ralentit durant cette période de la vie. La rétractilité des appendices et la fermeture de la carapace ne se font plus qu'avec difficulté. On voit des adultes qui restent avec la carapace entrouverte même quand on les touche, ou des mâles qui ne peuvent plus rétracter l'organe copulateur à l'intérieur de la carapace. Le mouvement des antennules étant faible, des Cryptogames se fixent sur la partie dorsale de la carapace. Dans les derniers jours de la vie, les adultes ne se nourrissent plus. Ils meurent en général avec les valves ouvertes.

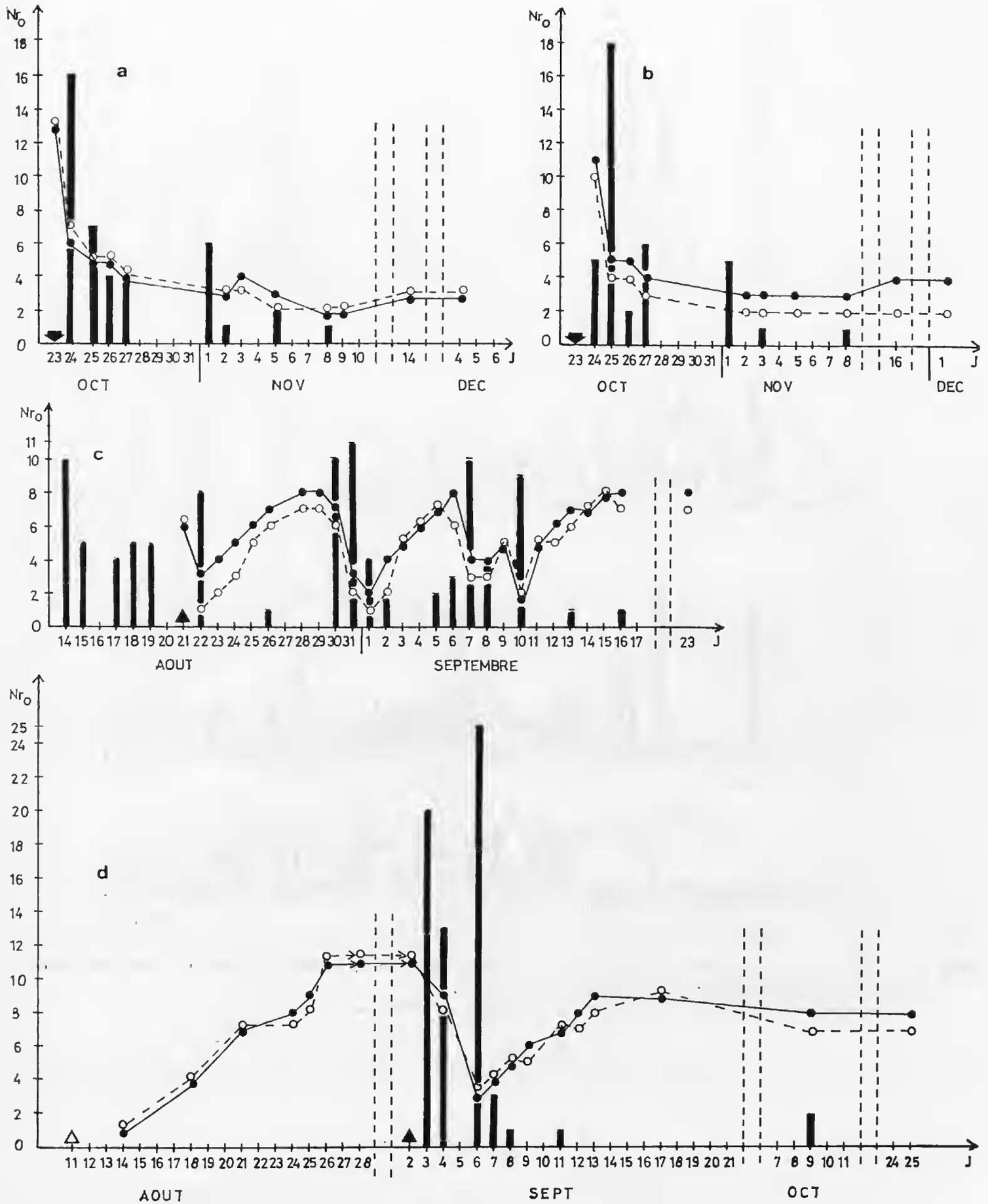


FIG. 8. — Évolution du nombre des ovocytes dans les oviductes et rythme de ponte : a, b, *Candona angulata* (G. W. Müll.), exemplaires IV, 4 et II, 7 ; c, d, *Candona dancaui* Dan., exemplaires IV, 4 et I, 2. Flèche noire, date de mise en élevage de l'exemplaire ; triangle blanc, date de la dernière mue ; triangle noir, date de l'accouplement, en élevage ; points noirs et blancs, ovocytes du côté droit et gauche dans les oviductes ; ligne noire, nombre d'œufs déposés par jour.

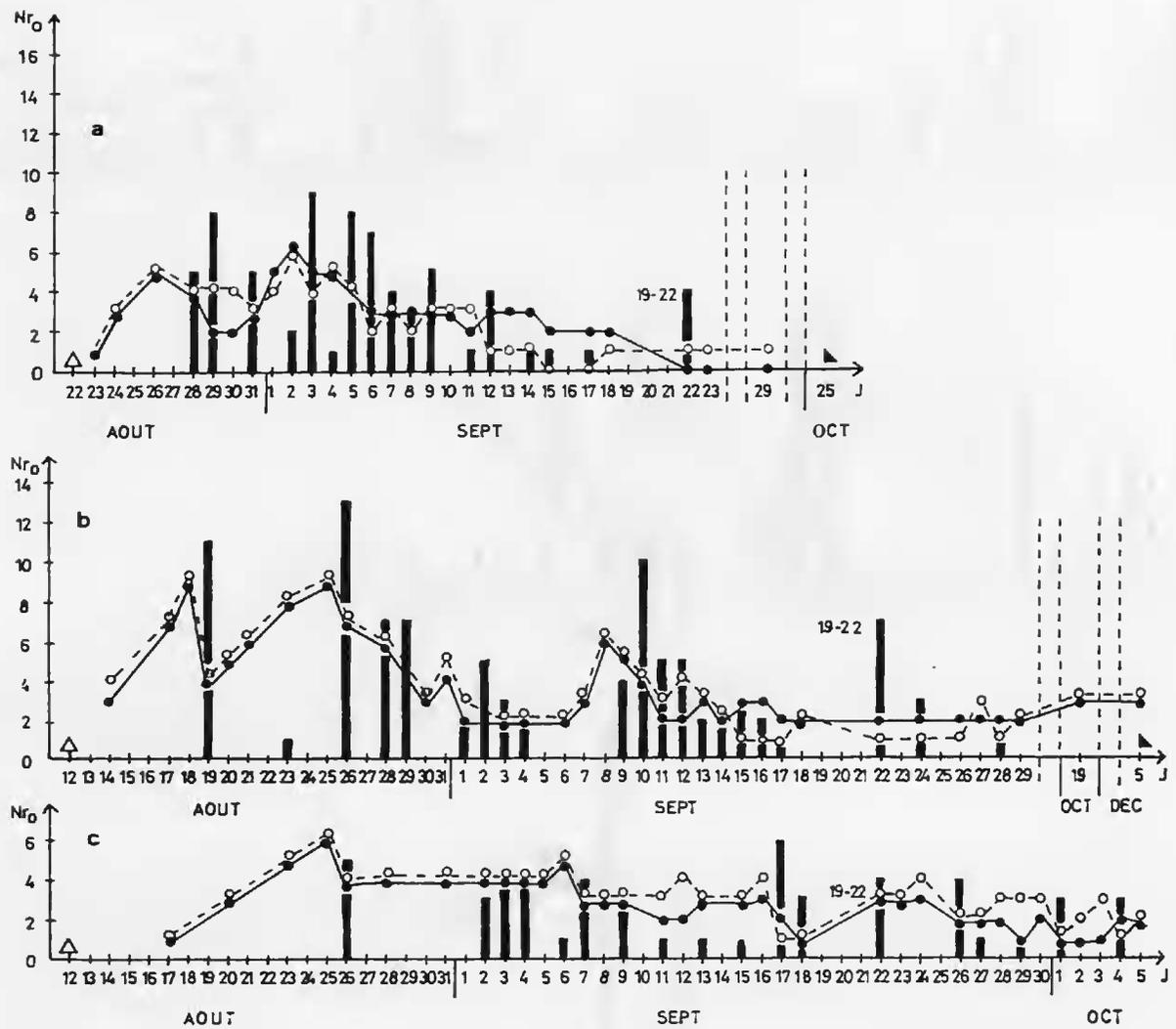


FIG. 9. — Évolution du nombre des ovocytes dans les oviductes et rythme de ponte chez trois femelles de *Peudocandona albicans* : a, I, 5 ; b, IV, 7 ; C, IV, 5.  
 Le triangle noir indique la date de la mort de l'exemplaire.

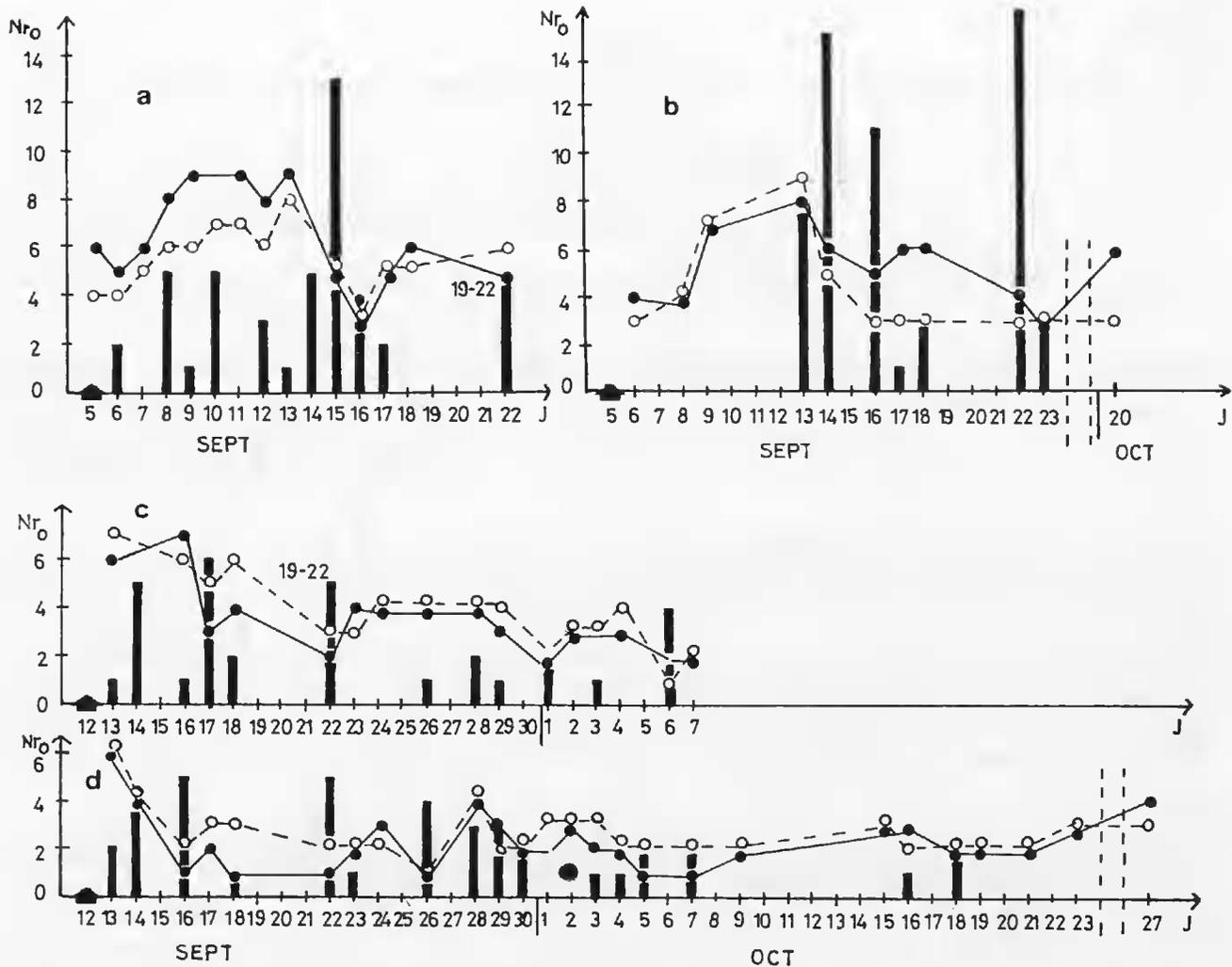


FIG. 10. — Évolution du nombre des ovocytes dans les oviductes et rythme de ponte chez *Pseudocandona pratensis* (a, b) et *Ps. marchica* (c, d) : a, I, 1 ; b, II, 2 ; c, I, 2 ; d, I, 5.

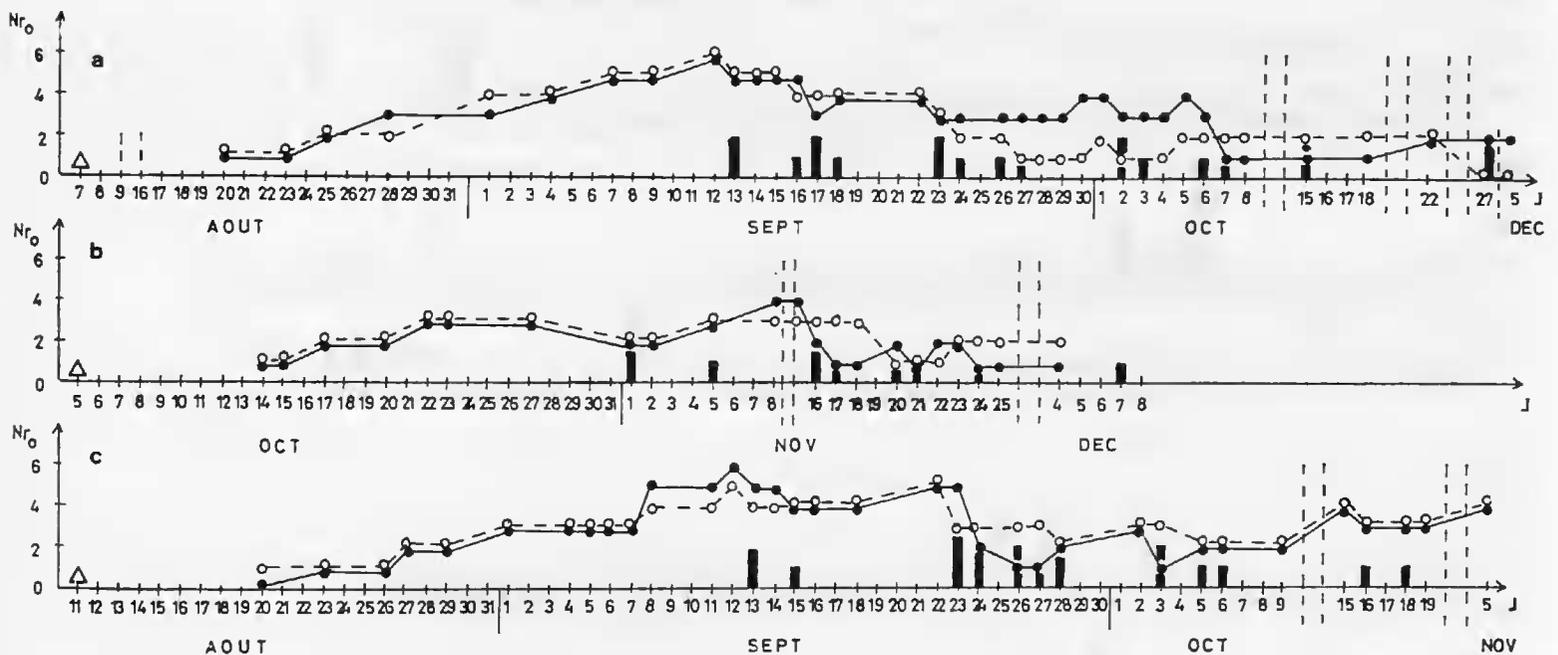


FIG. 11. — Évolution du nombre des ovocytes dans les oviductes et rythme de ponte chez *Pseudocandona* n. sp. aff. *eremita* : a, III, 5 ; b, III, 2 ; c, II, 4.  
Triangle blanc, date de la dernière mue.

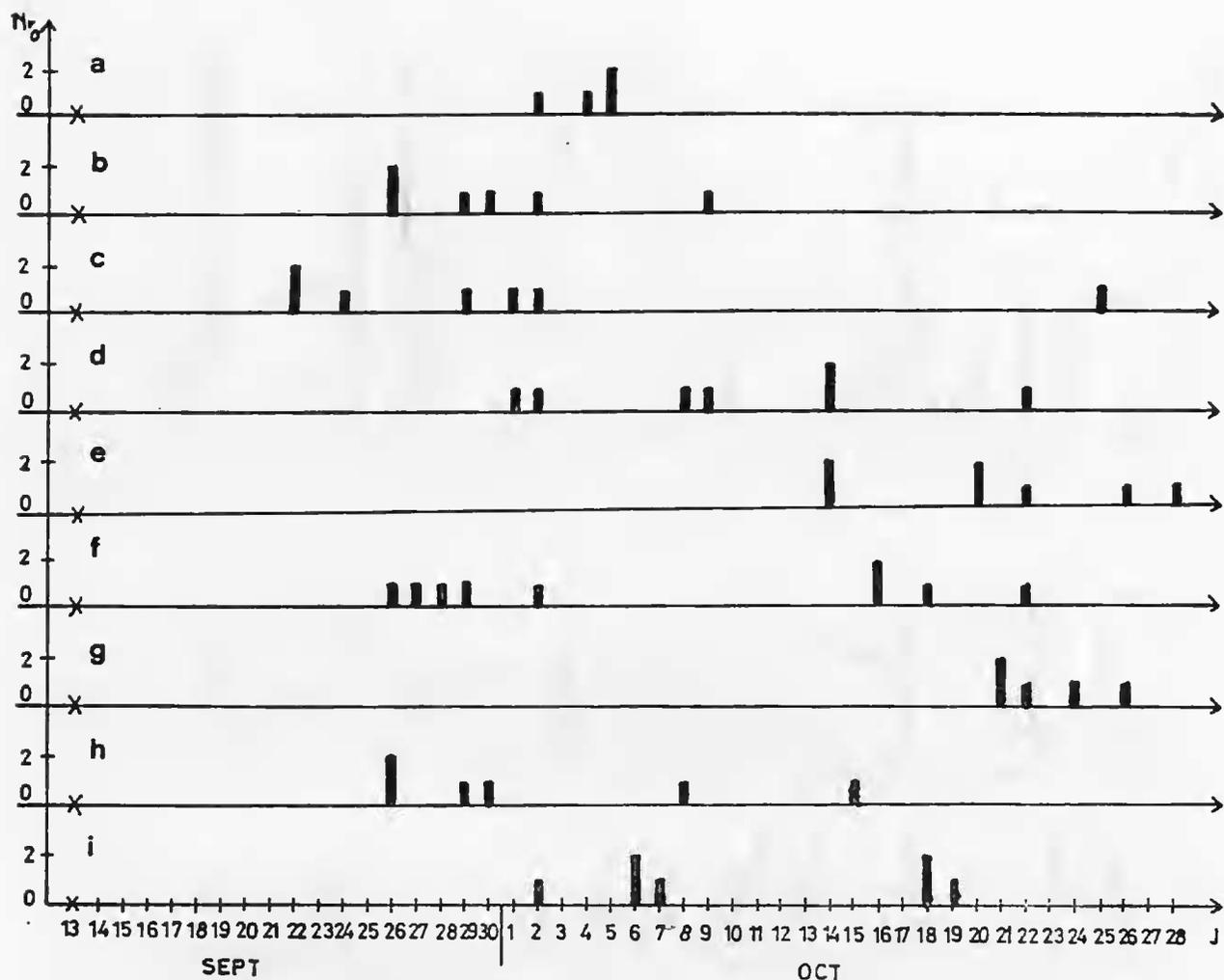


FIG. 12. — Évolution du nombre des ovocytes dans les oviductes et rythme de ponte chez *Pseudocandona* n. sp. aff. *eremita* : a-i, exemplaires adultes mis en élevage. La croix indique la date de mise en élevage.

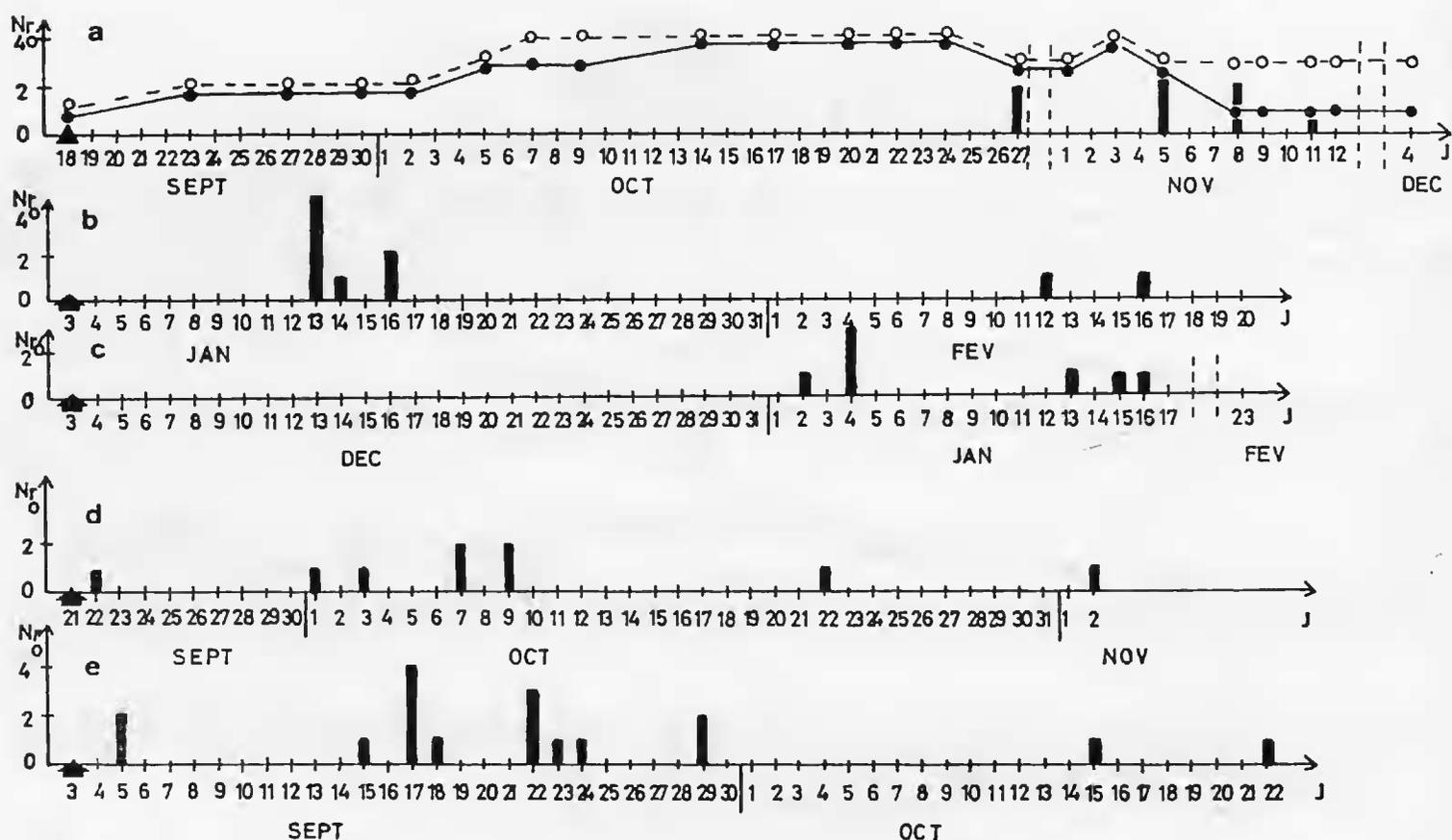


FIG. 13. — Évolution du nombre des ovocytes dans les oviductes et rythme de ponte chez *Pseudocandona delamarei* (a-c) et *Candonopsis boui* (d, e) : a, I, 3 ; b, II, 5 ; c, II, 3 ; d, I, 2 ; e, I, 3.

## X. DISCUSSION

### 1. Sur quelques traits biologiques des Candoninae étudiés

*a* — La mise en évidence de trois phases biologiques de l'adulte, c'est-à-dire : la puberté pendant laquelle les organes sexuels prennent leur forme définitive, la maturité sexuelle avec un maximum de l'activité biologique pendant la première moitié de cette période, la sénescence avec l'arrêt de l'activité sexuelle et le ralentissement de l'activité biologique de l'animal, a un grand intérêt pour des études futures concernant la physiologie et l'écologie de ces Ostracodes.

*b* — La forme ronde des œufs des Candoninae est probablement une caractéristique de groupe. Les Cyclocypridinae ont des œufs allongés. TETART (1971) a remarqué chez *Herpetocypris chevreuxi* (Cypridinae) et chez *Notodromas monacha* (Notodromadinae) deux classes d'œufs suivant leur taille : les œufs de petite taille (100  $\mu\text{m}$ ) qui se développent normalement et les œufs de plus grande taille qui atteignent entre 100 et 200  $\mu\text{m}$ . Ces derniers sont plus rares et en général abortifs. Chez tous les Candoninae examinés on n'a observé qu'un seul type d'œuf.

*c* — Les Candoninae ne muent pas pendant la phase adulte comme cela a été suggéré pour les Ostracodes Myodocopides (BAKER, 1977).

*d* — Les deux valves muent en même temps, il n'y a pas de décalage dans leur croissance ultérieure. KESLING (1951) avait remarqué que la mue des deux valves est asynchrone chez *Cypridopsis vidua* (Cypridinae). Mes données confirment les observations de FASSBINDER (1912), ELOFSON (1941) et TURPEN & ANGELL (1971) sur la mue synchrone des valves.

*e* — Les aberrations de calcification, telles la déformation autour des impressions musculaires et l'asymétrie des valves, la gauche étant plus grande que la droite, sont intéressantes car de tels types morphologiques sont génétiquement fixés chez d'autres groupes d'Ostracodes Podocopides. Les sulci autour des impressions musculaires dorsales sont une caractéristique des représentants des genres *Ilyocypris* et *Limnocythere* par exemple. La valve gauche est plus grande que la valve droite chez de nombreuses espèces du genre *Herpetocypris*.

*f* — Les rayons de l'organe de Zenker ainsi que les pièces internes de l'organe copulateur, chez le mâle, se forment pendant la phase adulte de puberté. Ceci peut avoir un intérêt pour les systématiciens qui utilisent les détails de ces appendices comme critères diagnostiques au niveau spécifique et générique.

*g* — L'étude du comportement sexuel des Candoninae mises en élevage à Moulis a permis de remarquer le rôle fonctionnel des différents appendices. Ainsi les palpes préhensiles du mâle, dont la morphologie diffère peu chez les formes appartenant à un même groupe d'espèces, jouent un rôle mineur pendant l'accouplement. Les régions distales de la pièce « M » et de la bourse copulatrice se fixent à l'intérieur du vagin ; elles ont une fonction tactile importante. Ces deux pièces de l'hémipénis diffèrent beaucoup d'une espèce à l'autre chez les Candoninae (DANIELOPOL, 1969). Chez d'autres groupes d'Ostracodes, par exemple chez les Entocytheridae et les Limnocytheridae, j'ai montré (1975, 1977 *b*) que les pièces

à rôle tactile de l'organe copulateur du mâle ont une grande diversité de formes. Les photos 5A et 5B montrent des détails de l'hémipénis et de la furca de *Limnocythere sanctipatrici* Br. & Rob. La pièce distale possède un processus « s » strié et une apophyse digitiforme ; le tube copulateur possède du côté distal, près de l'orifice séminal, un crochet et deux ou trois tubérosités ; la furca sur sa partie distale porte de nombreuses papilles. Il apparaît ainsi que les appendices à rôle tactile jouent un rôle majeur durant l'accouplement. Ils sont importants dans le processus d'isolement sexuel (DANIELOPOL, 1975).

*h* — L'activité sexuelle des Candoninae a été étudiée pour la première fois d'une manière systématique. On a découvert ainsi que le mâle peut s'accoupler plusieurs fois. L'activité sexuelle de la femelle est plus grande au début de la période de ponte. L'ovaire produit un grand nombre d'ovocytes, le nombre d'œufs pondus pendant cette période est important. La ponte est en général irrégulière : des périodes de forte activité sont suivies par des pauses pendant lesquelles les ovocytes s'accumulent dans l'oviducte. Ces données infirment les observations de TETART (1970) qui avait remarqué que chez les Candoninae « la ponte peut se poursuivre pendant tout le stade adulte qui s'étend sur plusieurs semaines. Elle se déroule à peu près régulièrement (espèces du genre *Candona*)... » (p. 190).

Suivant la durée du développement embryonnaire et postembryonnaire chez les Ostracodes, on remarque deux grands types d'Ostracodes : à développement « rapide » et à développement « lent ». Dans le premier groupe on trouve les Ostracodes eurythermes, habitant des eaux peu profondes qui atteignent pendant le printemps et (ou) l'été des températures élevées. C'est le cas des Cythérides phytophiles d'ELOFSON (1941) et THEISEN (1966), des Cypridinae d'ALM (1915) et GANNING (1971) qui se développent (de l'œuf à l'adulte) en un à deux mois. Dans ce groupe doivent être rangés aussi les Candoninae épigées qui se développent au printemps et ont besoin de deux à quatre mois. Dans le second groupe, à développement lent, on trouve par exemple les Ostracodes habitant les eaux froides arctico-boréales citées par ELOFSON (1941) ainsi que *Hirschmania viridis*, étudiée par HAGERMANN (1969), et *Darwinula stevensoni* (MCGREGOR, 1969) qui ont besoin de plus de six mois pour arriver à l'état adulte.

Les Candoninae « troglaphiles » étudiées à Moulis se développent en trois-quatre mois, ce qui les range parmi les Ostracodes du groupe à développement « rapide ». Par contre les Ostracodes troglobies, avec une durée de développement qui dépasse six mois, doivent être rangées parmi les Ostracodes à développement « lent ».

## 2. Le problème des Candoninae « troglaphiles »

Pour RACOVITZA (1907), une espèce troglaphile est formée par des animaux qui vivent et se reproduisent tout aussi bien dans le milieu souterrain que dans l'épigé. Les animaux troglaphiles possèdent déjà des modifications morphologiques et physiologiques, résultat d'une adaptation au milieu hypogé. Certains chercheurs ont supprimé de la définition de troglaphile l'aspect d'adaptation morphologique au milieu souterrain. GINET & DECOU (1977) écrivent à ce propos : « Le troglaphile est un animal qui, lui aussi, vit et se reproduit dans le domaine souterrain, mais qui peut vivre également à l'extérieur. Certaines potentialités physiologiques ou éthologiques prédisposent ces espèces à vivre dans les grottes. La majorité des troglaphiles ne présente pas les caractères morphologiques de l'adaptation

souterraine que l'on rencontre chez les troglobies ; ces espèces sont donc adaptées écologiquement, mais non morphologiquement. » (p. 99).

Pour les Candoninae étudiées à Moulis : *Pseudocandona pratensis*, *Ps. albicans* et *Candona dancaui*, qui vivent et se reproduisent à la fois dans les deux domaines, épigé et hypogé, j'ai adopté cette dernière définition. Il m'a été impossible de trouver au début de mes recherches des caractères morphologiques qui puissent les différencier des Candoninae épigées. Les données biologiques concernant la durée du développement embryonnaire et postembryonnaire, le rythme de ponte et le nombre des œufs et des ovocytes produits par ces espèces sont semblables à celles des espèces épigées de Candoninae, d'une part, et différent appréciablement des données obtenues pour les Candoninae troglobies, d'autre part. Toutefois l'étude détaillée de la taille des œufs et des ovocytes a montré que le rapport C-O (carapace-œuf) des espèces « troglaphiles » est plus petit que celui des espèces épigées apparentées (tabl. III et IV ; fig. 7). Un fait intéressant doit être souligné : *Pseudocandona pratensis* qu'on trouve rarement dans les habitats hypogés a des œufs plus petits que *Ps. albicans* (fig. 7), espèce très commune dans les eaux souterraines (cf. introduction).

Les différences morphologiques de la taille des œufs des Candoninae troglaphiles, mises en évidence ci-dessus, soulèvent la question de leur déterminisme. S'agit-il d'un phénomène aléatoire ? L'étude d'un plus grand nombre d'espèces troglaphiles pourrait donner une image différente. La taille plus grande des œufs des « troglaphiles » par rapport aux espèces épigées est-elle un fait d'adaptation chez les animaux vivant dans un habitat souterrain ? Le matériel mis en élevage à Moulis provient justement, dans le cas des trois espèces « troglaphiles », des habitats interstitiels. Ou bien la taille plus grande des œufs étudiés est fixée génétiquement et, dans ce cas, elle pourrait indiquer une adaptation à la vie souterraine. Ne pouvant répondre, dans l'état actuel de nos connaissances sur les Ostracodes, à aucune de ces questions, la définition d'espèce troglaphile a une portée limitée. Elle nous dit seulement qu'il s'agit d'une espèce épigée qui vit aussi dans les eaux souterraines. Il s'ensuit que toute espèce cosmopolite qui peut coloniser les eaux souterraines et se reproduire là est un troglaphile, ce qui n'a aucun sens du point de vue biologique. A mon avis il faudrait retenir le terme troglaphile pour les espèces qui sont dans une phase d'adaptation, morphologique et (ou) biologique, à la vie souterraine. Comme dans le cas des Ostracodes il n'est pas possible, à l'heure actuelle, de mettre en évidence sans ambiguïté des espèces présentant de telles adaptations, il me semble plus réaliste d'utiliser à l'avenir une classification dichotomique plus simple, comme espèces épigées et espèces hypogées. Les épigées peuvent vivre tout aussi bien dans les eaux de surface que dans les souterraines, les hypogées sont des espèces qui vivent exclusivement dans des habitats souterrains. Le terme hypogé est utilisé ici dans le sens de troglobie *sensu lato*.

### 3. Les particularités biologiques des Candoninae hypogées

On connaît actuellement en Europe trente-six espèces de Candoninae hypogées qui vivent dans des habitats interstitiels ou interstitiels et cavernicoles (DANIELOPOL, 1977). Dans le présent travail on a étudié cinq espèces dont trois appartiennent au genre *Pseudocandona*, une au genre *Candonopsis* et une au genre *Mixtacandona*. Les deux premiers genres appartiennent au groupe II à représentants épigés et hypogés. *Mixtacandona* appartient au groupe III à représentants exclusivement hypogés. Les particularités biologiques

des Candoninae troglobies étudiées ici sont en accord avec la règle embryogénique ainsi qu'avec la règle du ralentissement de la croissance ontogénique, formulées par VANDEL (1964, 1965). Selon ces règles les animaux hypogés possèdent par rapport aux animaux épigés une taille des œufs et des ovocytes plus grande, une fécondité plus basse et une durée du développement ontogénique plus longue. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1971) et JUBERTHIE (1975) ont passé en revue les observations récentes qui confirment ces deux règles.

VANDEL (1964), suivant RACOVITZA (1907) et JEANNEL (1943), a énoncé une autre règle : les espèces qui ne possèdent pas de relations phylogénétiques proches avec les espèces des eaux superficielles (espèces du groupe III) sont des formes plus anciennes que celles du groupe II (à représentants épigés et hypogés). GINET & DECOU (1977), suivant JEANNEL (1943), appellent les premiers paléotroglobies et les seconds néotroglobies. Pour VANDEL (1974) les espèces les plus anciennes ont l'activité biologique la plus ralentie (règle « ancienneté et spécialisation biologique »). GINET & DECOU (1977) écrivent à ce sujet : « Des différences de plus en plus accentuées des durées entre le cycle « normal » épigé et le cycle hypogé pourraient bien signifier une adaptation de plus en plus complète à la vie souterraine ; les espèces les plus « longues » appartiendraient aux lignées hypogées les plus anciennes » (p. 306). Les données sur les espèces hypogées de *Mixtacandona* (groupe III), *Pseudocandona* et *Candonopsis* (groupe II) ne contredisent pas les troisième et quatrième règles de VANDEL, mentionnées ci-dessus.

En effet, *Mixtacandona* sp. possède les œufs les plus gros parmi les cinq espèces hypogées étudiées, la durée du développement postembryonnaire la plus longue ; les premiers œufs sont pondus après sept mois, au lieu de un à deux mois chez les autres espèces. Enfin le mâle possède trois lobes testiculaires fonctionnels au lieu de quatre comme chez la majorité des Candoninae.

Deux observations s'imposent toutefois sur la valeur démonstrative des règles de VANDEL citées ci-dessus et appliquées aux Ostracodes hypogées.

1. Les particularités biologiques présentées ici ne seraient pas, d'après les règles de VANDEL, qu'une conséquence de l'ancienneté des animaux hypogés. Donc il faut premièrement établir l'ancienneté de ces espèces.

Les données paléontologiques ne confirment pas l'assertion que les représentants du genre *Mixtacandona* seraient plus anciens que ceux du genre *Candonopsis*. L'espèce la plus ancienne de *Mixtacandona*, *M. procera* Straub, est connue des dépôts du Miocène inférieur d'Allemagne (STRAUB, 1952 ; DANIELOPOL, 1972). Les espèces fossiles de *Candonopsis* actuellement connues ayant des affinités avec *Candonopsis boui*, espèce hypogée, sont des formes du Miocène inférieur et supérieur d'Allemagne (LUTZ, 1965 ; MALZ & MOAYEDPOUR, 1973 ; DANIELOPOL, 1979 b).

Il n'y a, à l'heure actuelle, aucune méthode sûre pour tester l'hypothèse selon laquelle les *Mixtacandona* hypogées ont une ancienneté plus grande, en terme de temps passé dans le milieu souterrain, que celles des espèces de *Candonopsis*.

2. La taille géante des ovocytes de *Pseudocandona rouchi* rapproche plus cette espèce de *Mixtacandona* sp. (groupe III) que des espèces du groupe II. La valeur du rapport C-O est de 6,21 chez *Ps. rouchi*, proche donc du rapport C-O de *Mixtacandona* sp. (5,52). Chez les autres espèces hypogées étudiées la valeur de ce rapport se situe aux alentours

de 8<sup>1</sup> (tabl. III). Ce cas aberrant soulève la question suivante : les règles de VANDEL ont-elles une valeur démonstrative (ou prédictive) assez importante<sup>2</sup> pour qu'elles puissent être considérées comme des lois biologiques (JUBERTHIE, 1975) ?

MAGNIEZ (1968) a montré que le comportement sexuel de certains Isopodes et Amphipodes vivant dans des habitats interstitiels diffère de celui des formes vivant dans les eaux de surface par le fait que la phase précopulatoire est très courte. Dans le cas des Candoninae étudiés le comportement sexuel des espèces hypogées ne diffère pas de celui des espèces épigées apparentées. Chez tous les Ostracodes étudiés à Moulis, la phase précopulatoire est courte, de l'ordre de quelques secondes à quelques minutes.

### Remerciements

Je remercie M. le Pr. Cl. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Brunoy et Moulis) qui m'a invité à développer ce projet de recherches au Laboratoire souterrain du CNRS, à Moulis, et M. le Pr. Tr. ORGHIDAN (Bucarest) qui a donné son accord pour mon départ en France.

Je suis reconnaissant aux membres du Laboratoire, M. et Mme JUBERTHIE, Mlles Fr. LESCHER-MOUTOUÉ et N. GOURBAULT, MM. R. ROUCH, A. MANGIN, J. DURAND, A. MUÑOZ-CUEVAS, M. BOUIL-LON, ainsi qu'à Cl. BOU (Albi) et G. MAGNIEZ (Dijon), pour l'aide offerte pendant mon séjour à Moulis et pour les discussions stimulantes que j'ai eues avec eux pendant cette période. Je suis reconnaissant au CNRS qui a financé ce projet.

Je remercie aussi mes collègues, I. TABACARU et I. CAPUSE de l'Institut spéologique « E. G. Racovitza » de Bucarest, qui m'ont aidé à récolter et à maintenir au laboratoire les Ostracodes de Roumanie que j'ai mis en élevage à Moulis.

### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALM, G., 1915. — Monographie der schwedischen Süßwasserostrocoden nebst systematischen Besprechungen des Tribus Podocopa. *Zool. Bidr. Upps.*, 4 : 1-247.
- BAKER, J. H., 1977. — Life history patterns of the myodocopid Ostracod *Euphilomedes producta* Paulsen, 1962. In : H. LÖFFLER & D. DANIELOPOL (ed.), Aspects of Ecology and Zoogeography of Recent and Fossil Ostracoda. Junk b. v. Publish., The Hague : 245-254.
- DANIELOPOL, D. L., 1969. — Recherches sur la morphologie de l'organe copulateur mâle chez quelques Ostracodes du genre *Candona* Baird (Fam. Cyprididae-Baird). In : J. W. NEALE (ed.), The Taxonomy, Morphology and Ecology of Recent Ostracoda. Oliver & Bayd, Edinburgh : 136-163.
- 1971. — Quelques remarques sur le peuplement ostracodologique des caux souterraines d'Europe. In : H. J. OERTLI (ed.), Paléoécologie des Ostracodes. *Bull. Cent. Rech. Pau-SNPA*, 5, Suppl. : 179-190.
- 1972. — Sur l'appartenance probable de certaines *Candona* fossiles au groupe *mixta* Klie, 1938 (Ostracoda, Podocopida). *Proc. IPU, 23rd Int. Geol. Congress* : 123-127.

1. Les premiers ovocytes sont visibles dans l'oviducte chez *Ps. delamarei* après vingt-deux jours en moyenne, ce qui est très proche de la durée moyenne enregistrée chez *Mixtacandona* sp. (vingt-trois jours). Ceci serait un autre exemple d'une caractéristique biologique d'une espèce du groupe II qui se rapproche plus des caractéristiques d'une espèce du groupe III. Pour décider de l'importance de cette observation, il faudrait examiner un plus grand nombre d'exemplaires.

2. Sur le problème des règles et lois biologiques ainsi que leur valeur démonstrative voir RENSCH (1971) et HULL (1974).

- 1975. — Remarques sur la diversification morphologique de trois nouvelles espèces d'*Elpidium* (Ostracoda) à Cuba. *Bull. Am. Paleont.*, **65** (282) : 47-60.
- 1976. — The distribution of the fauna in the interstitial habitats of riverine sediments of the Danube and the Piesting (Austria). *Int. J. Speleol.*, **8** : 23-51.
- 1977 a. — On the origin and the diversity of european freshwater interstitial Ostracods. In : H. LÖFFLER & D. DANIELOPOL (ed.), Aspects of Ecology and Zoogeography of Recent and Fossil Ostracods. Junk b. v. Publish, The Hague : 295-305.
- 1977 b. — Recherches sur les Ostracodes Entocytheridae. Données sur *Sphaeromicola cebennica juberthiei* nov. ssp. et *Sphaeromicola cirolanae* Rioja. *Int. J. Speleol.*, **9** : 21-41.
- 1978. — Über Herkunft und Morphologie des Süßwasser-hypogäischen Candoninae (Crustacea, Ostracoda). *Sber. öst. Akad. Wiss.*, **187** (1-5) : 1-162.
- 1979. — Sur deux espèces hypogées du genre *Candonopsis* (Ostracoda, Candoninae) du Sud de la France et de Cuba. *Vie Milieu (sous presse)*.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C., 1971. — La vie dans les grottes. Que sais-je ? P.U.F., Paris, n° 1430 : 127 p.
- ELOFSON, O., 1941. — Zur Kenntnis der marinen Ostracoden Schwedens mit besonderer Berücksichtigung des Skageraks. *Zool. Bidr. Upps.*, **19** : 215-534.
- FASSBINDER, K., 1912. — Beitrag zur Kenntnis der Süßwasserostracoden. *Zool. Jb., Abt. Anat Ont. Tiere*, **32** : 533-576.
- GANNING, B., 1971. — On the ecology of *Heterocypris salinus*, *H. incongruens* and *Cypridopsis aculeata* (Crustacea, Ostracoda) from Baltic brackish water rock pools. *Mar. Biol.*, **8** : 271-279.
- GINET, R., & V. DECOU, 1977. — Initiation à la biologie et à l'écologie souterraines. J.-P. Delage, Paris : 345 p.
- HAGERMAN, L., 1969. — Respiration, anaerobic survival and diel locomotory periodicity in *Hirschmania viridis* Müller (Ostracoda). *Oikos*, **20** : 384-391.
- HART, C. W., & D. HART, 1969. — The functional morphology of Entocytherid ostracod copulatory appendages with a discussion of possible homologies in other ostracods. In : J. W. NEALE (ed.), The Taxonomy, Morphology and Ecology of Recent Ostracoda. Oliver & Boyd, Edinburgh : 154-167.
- HARTMANN, G., 1968-1975. — Ostracoda. In : H. G. BRONNS (ed.), Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Akad. Verlag, Leipzig, **5**, **1**, **2**, **4** (3-4) : 409-789.
- HILLER, D., 1972. — Untersuchungen zur Biologie und zur Ökologie limnischer Ostracoden aus der Umgebung von Hamburg. *Arch. Hydrobiol.*, suppl. 40 : 400-497.
- HULL, D. L., 1974. — Philosophy of biological science. Prentice-Hall Inc. Englewood Cliffs, New Jersey. 148 p.
- HUSMANN, S., 1956. — Untersuchungen über die Grundwasserfauna zwischen Harz und Weser. *Arch. Hydrobiol.*, **52** (1/2) : 1-184.
- JEANNEL, R., 1943. — Les fossiles vivants des cavernes. Gallimard, Paris. 321 p.
- JUBERTHIE, C., 1975. — Vie souterraine et reproduction. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **100** (2) : 177-201.
- KESLING, R. V., 1951. — The morphology of ostracod molt stages. *Illinois-biol. Monogr.*, **21** (1-3) : 1-126.
- KLIE, W., 1926. — Ostracoda. In : *Biologie der Tiere Deutschlands*, Berlin, n° 16 : 56 p.
- 1938 a. — Ostracoden aus dem Grundwasser der Oberrheinischen Tiefebene. *Arch. Naturgesch.*, **7** (1) : 1-28.
- 1938 b. — Krebstiere oder Crustacea. III Ostracoda, Muschelkrebse. *Tierwelt Dtl.* G. Fischer Verl., Jena., **37** : 1-230.
- 1943. — Ostracoden aus dem Grundwasser der Umgebung von Kolozvar. *Fragm. Faun. Hung.*, **6** : 35-41.

- LÖFFLER, H., & D. DANIELOPOL, 1977. — Forward : « Aspects of Ecology and Zoogeography of Recent and Fossil Ostracoda ». Junk b. v., The Hague.
- LÖFFLER, H., & D. DANIELOPOL, 1978. — Ostracoda. *In* : J. ILLIES (ed.), *Limnofauna Europaea*. G. Fischer Verl., Stuttgart : 196-208.
- LUTZ, A.-K., 1965. — Jungtertiäre Süßwasser-Ostracoden aus Süddeutschland. *Geol. Jber.*, **82** : 271-330.
- MAGNIEZ, G., 1978. — Précopulation et vie souterraine chez quelques Péracarides (Crustacea, Malacostraca). *Archs Zool. exp. gén.*, **119** (2) : 471-478.
- MALZ, H., & E. MOAYEDPOUR, 1973. — Miozäne Süßwasser-Ostracoden aus der Rhön. *Senckenberg. Leth.*, **54** (2/4) : 281-309.
- MCGREGOR, D. L., 1969. — The reproductive potential, life history and parasitism of the freshwater ostracod. *Darwinula stevensoni* (Brady & Robertson). *In* : J.-W. NEALE (ed.), *The Taxonomy, Morphology and Ecology of Recent Ostracoda*. Oliver & Boyd, Edinburgh : 194-221.
- MCGREGOR, D. L., & R. V. KESLING, 1969. — Copulatory adaptations in Ostracods, Part II. Adaptations in living ostracods. *Contr. Mus. Paleont. Univ. Mich.*, **22** (17) : 221-239.
- NOLL, W., & H. J. STAMMER, 1953. — Die Grundwasserfauna des Unterraingebietes von Hanau bis Würzburg mit Einschluß des Spessarts. *Mitt. naturw. Mus. Aschaffenh.*, **6** : 1-77.
- NÜCHTERLEIN, H., 1969. — Süßwasserostracoden aus Franken. Ein Beitrag zur Systematik und Ökologie des Ostracoden. *Int. Revue ges. Hydrobiol., Hydrogr.*, **54** : 223-287.
- RACOVITZA, E. G., 1907. — Essai sur les problèmes biospéologiques. *Archs Zool. exp. gén.*, **6** (7) : 371-488.
- RENSCH, B., 1971. — Biophilosophy. Columbia Univ. Press, New York. 377 p.
- ROME, D. R., 1947. — Contribution à l'étude des ostracodes de Belgique I. Les Ostracodes du Parc St. Donat à Louvain. *Bull. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, **23**, **34** : 1-24.
- RONNEBERGER, D., 1975. — Zur Kenntnis der Grundwasserfauna des Saale-Einzugsgebietes (Thüringen). *Limnologica* (Berlin), **9** (3) : 323-419.
- ROUCH, R., 1968. — Contribution à la connaissance des Harpacticides hypogés (Crustacés, Copépodes). *Annls Spéléol.*, **23** (1) : 5-167.
- SCHÄFER, H. W., 1960. — Ostracoda. *In* : National Collection — Aquatic Arthropoda. Pretoria : 10-11.
- SCHREIBER, E., 1922. — Beiträge zur Kenntnis der Morphologie, Entwicklung und Lebensweise der Süßwasserostracoden. *Zool. Jb., Abt. Anat. Ont. Tiere*, **43** : 435-539.
- STRAUB, E. W., 1952. — Micropaleontologische Untersuchungen im Tertiär zwischen Ehingen und Ulm a.d. Donau. *Geol. Jb.*, **66** : 433-524.
- SYWULA, T., 1974. — Malzorzacki (Ostracoda). *Fauna slodk. Pol.*, Warszawa, **24** : 315 p.
- TETART, J., 1970. — L'éclosion des œufs des Ostracodes d'eau douce : étude de l'évolution des pontes, de l'ultrastructure des membranes de l'œuf et du processus d'éclosion. *Trav. Lab. Hydrobiol. Piscic. Univ. Grenoble*, **61** : 189-209.
- 1971. — Étude de quelques populations d'Ostracodes dans des milieux astatiques de la Vallée de l'Isère. *Trav. Lab. Hydrobiol. Piscic. Univ. Grenoble*, **62** : 75-130.
- THEISEN, B. F., 1966. — The life history of seven species of ostracods from a Danish brackish-water locality. *Meddr. Danm. Fisk.-og Havunders.*, **4** (8) : 215-270.
- TURPEN, J. B., & R. W. ANGELL, 1971. — Aspects of molting and calcification in the ostracod *Heterocypris*. *Biol. Bull.*, **140** : 331-338.
- VANDEL, A., 1964. — Biospéologie. La biologie des animaux cavernicoles. Gauthier-Villar, Paris, 619 p.
- 1965. — Biospéologie. The biology of cavernicolous animals. Pergamon Press, N.Y., 524 p.

- VEJDOVSKI, T., 1882. — Tierische Organismen der Brunnengewässer von Prag. Prague, 170 p.
- WEGELIN, R., 1966. — Beitrag zur Kenntnis der Grundwasserfauna des Saale-Elbe-Einzugsgebietes. *Zool. Jb., Syst.*, **93** : 1-117.
- WOHLGEMUTH, R., 1914. — Beobachtungen und Untersuchungen über die Biologie der Süßwasserostreaeoden ; ihr Vorkommen in Sachsen und Böhmen, ihre Lebensweise und ihre Fortpflanzung. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, Suppl. 6, 72 p.
- WOLF, J. P., 1919. — Die Ostracoden der Umgebung von Basel. *Arch. Naturgesch.*, **85** : 9-80.

*Manuscrit déposé le 10 octobre 1979.*